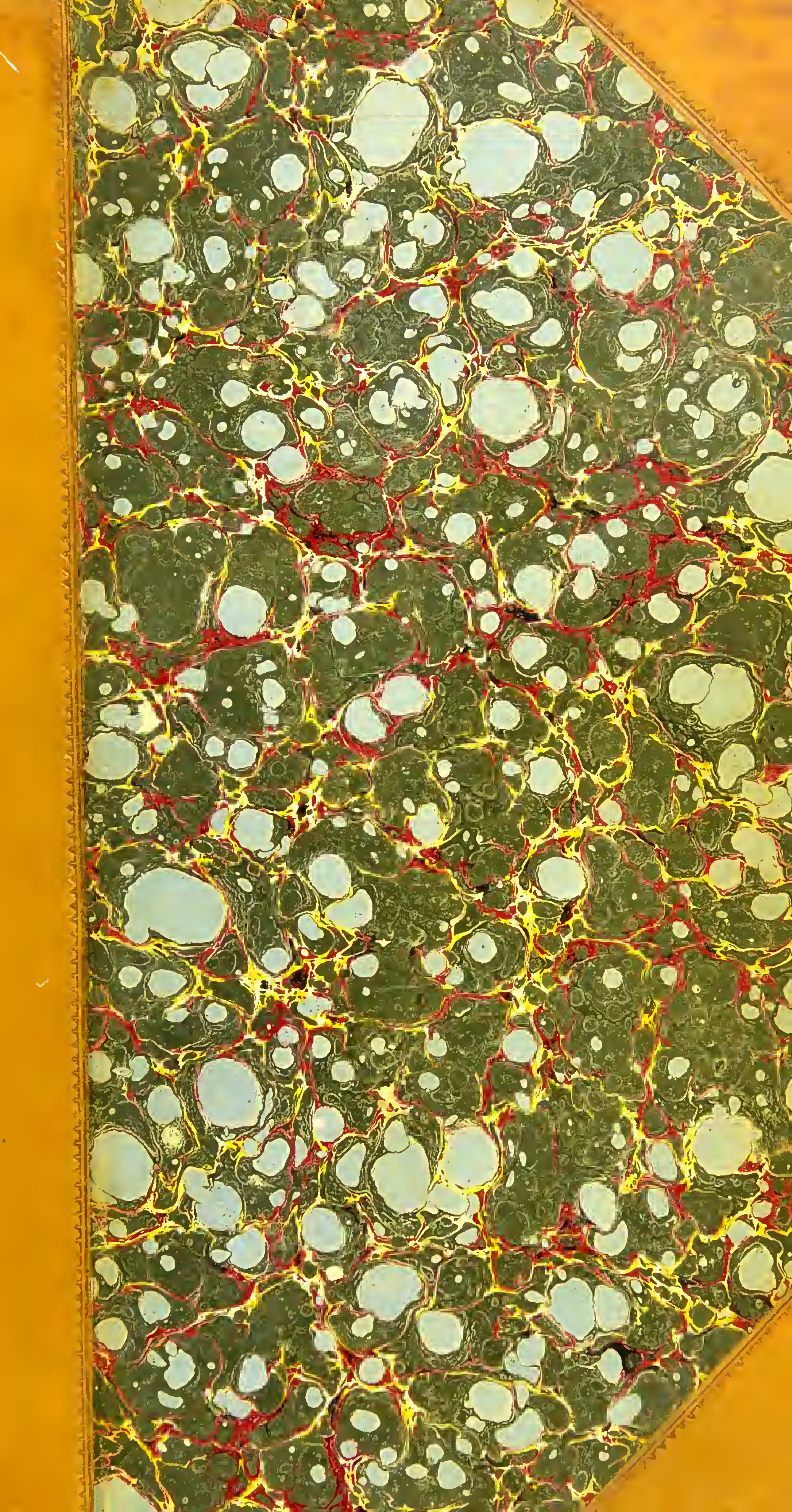
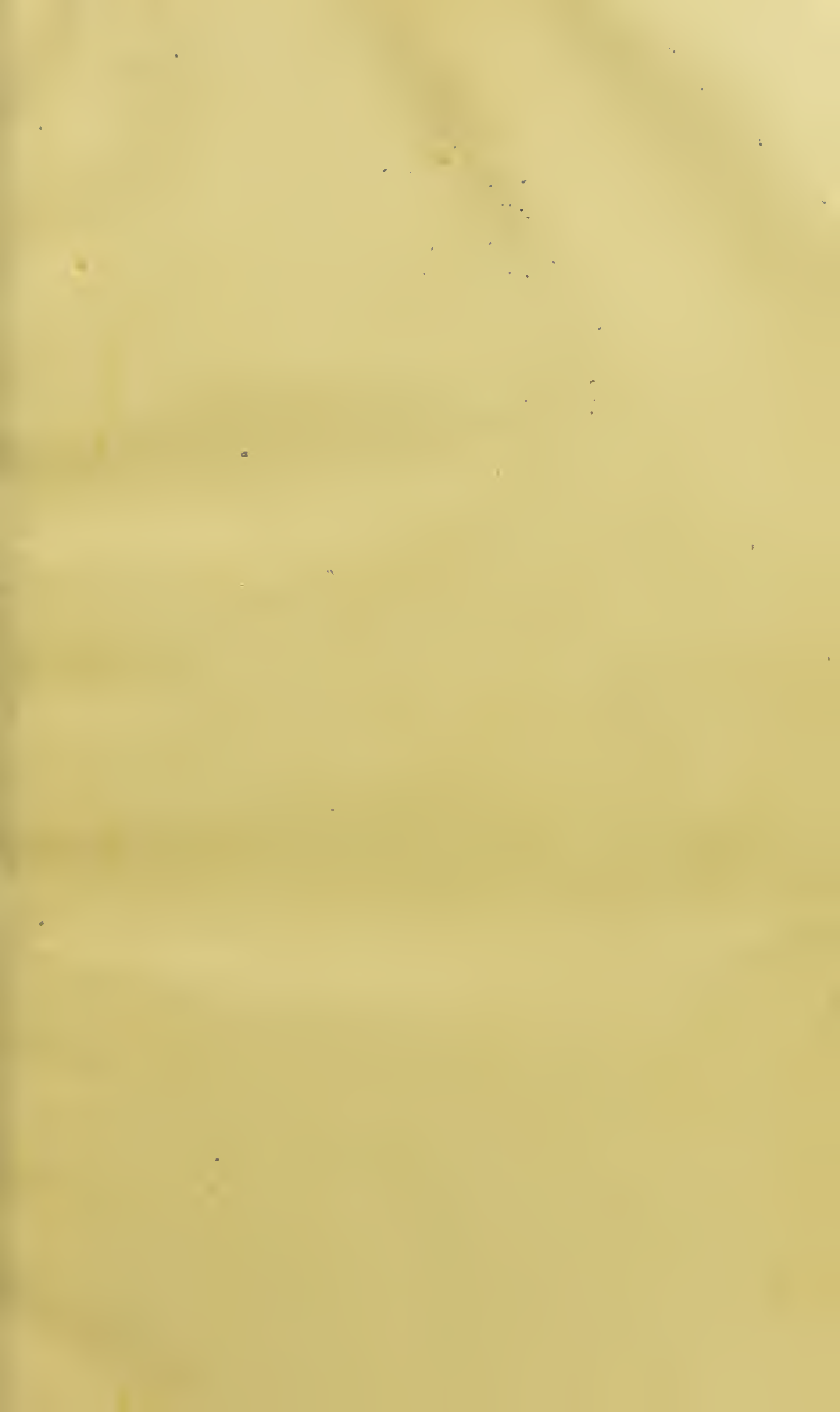






UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DEN

ERREGUNGSVORGANG

IM

NERVEN- UND MUSKELSYSTEME.

VON

J. BERNSTEIN,

A. O. PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT ZU HEIDELBERG.

MIT 29 IN DEN TEXT EINGEDRUCKTEN HOLZSCHNITTEN UND VIER LITHOGRAPHIRTEN TAFELN.

HEIDELBERG.

CARL WINTER'S UNIVERSITÄTSBUCHHANDLUNG.

1871.

SEINEN LEHRERN

DEN HERREN

E. du BOIS-REYMOND UND H. HELMHOLTZ

IN DANKBARER VEREHRUNG

ZUGEEIGNET

VOM

VERFASSER.



Inhaltsverzeichniss.

Abschnitt III.

Seite

Abschnitt IV.

Abschnitt V.



Allgemeine Einleitung.

Ausgehend von der Untersuchung der negativen Schwankung des Nervenstromes bin ich in den letzten Jahren zur Anstellung einer Reihe von Versuchen veranlasst worden, deren Resultate ich in dem vorliegenden Buche im Zusammenhange darstellen möchte. Zu diesem Zwecke schien es mir nothwendig, meine erste Abhandlung über diesen Gegenstand: „Ueber den zeitlichen Verlauf der negativen Schwankung des Nervenstromes“ (Pflüger, Archiv für Physiologie I, p. 173) an diesem Orte noch einmal abdrucken zu lassen, da ein grosser Theil des übrigen Inhaltes die genaue Kenntniss dieser Arbeit und des in derselben angewendeten Apparates voraussetzt. — So beschäftigen sich denn die ersten beiden Abschnitte dieses Buches mit den unmittelbar aus dem Vorgange der negativen Schwankung gewonnenen Aufklärungen über das Wesen der Erregung in der Nerven- und Muskelfaser. Aber weitere Ueberlegungen über diese, nur den animalischen Organen hauptsächlich eigenthümliche Eigenschaft der Erregbarkeit haben Gedanken und den Trieb zum Untersuchen in einer anderen Richtung weiter geführt, welche durch einen innern Zusammenhang sich der ursprünglichen Richtung anschloss. Zwar ist es nicht immer möglich gewesen, mit Hülfe der rein physikalischen Methode, welche Dank den von E. du Bois-Reymond erfundenen Hülfsmitteln so sehr vervollkommnet ist, auch hier den Gang der Unter-

suchung zu leiten; wohl aber glauben wir, den Weg dazu angebahnt zu haben, indem wir strebten, den Ort der nächstliegenden Ziele durch präcise Fragen festzustellen.

Die Erregung der Nerven- und Muskelfaser ist nur, das weiss man, der peripherische Ausdruck der inneren Lebensvorgänge, das Vermittlungsglied zwischen dem Centrum des ganzen Organismus und der denselben umgebenden Aussenwelt. Wohl scheint es nunmehr gelungen zu sein, die Thätigkeit dieser Vermittlungsglieder einer strengen physikalischen Controle zu unterwerfen. Nicht mehr willkührlich herrscht in den Nervenästen das wesenlose unbegreifliche Nervenagens, das eher einer mythologischen Gottheit als einer Naturkraft glich; vielmehr ist die Erregung der Nervenfaser durch Helmholtz in die Reihe messbarer Vorgänge zurückgewiesen, und durch du Bois-Reymond mit Hülfe der Magnetnadel an sich erkennbar gemacht worden. Jetzt wissen wir sogar, dass dieser Vorgang sich in Form einer Welle von bestimmter Länge in der Nervenfaser fortpflanzt und unmittelbar auf electrischem Wege gemessen werden kann. So reiht sich allmählich diese früher so räthselhaft erschienene Thätigkeit der Nerven den bekannten physikalischen Erscheinungen des Lichtes, des Schalles in analoger Weise zur Seite an, wenn auch nicht in so allgemeiner Bedeutung für die ganze Natur, so doch in entsprechender Bedeutung für das animalische Dasein.

Unwillkührlich forderten die Fortschritte in der Erkenntniss der in der Nervenfaser stattfindenden Vorgänge zu weiterem Nachdenken über das E n t s t e h e n und V e r s c h w i n d e n der Erregung in den Centren des Nervensystems heraus. Denn offenbar entsteht Erregung auf noch immer unbegreifliche Weise durch den Act des Willens, wie wir uns ausdrücken, im Gehirn und wird auf sehr complicirten Wegen den motorischen Nervenfasern mit-

getheilt. Umgekehrt führen sensible Nervenfasern in grosser Zahl den Centren des Nervengewebes Erregungen zu, welche an ihrem Endziele angelangt, den Act der Empfindung erzeugen, und mit diesem zugleich als solche verschwinden. So sind denn in den Nervencentren zwei uns noch räthselhafte Vorgänge unserem Forschungstrieb vorbehalten, von denen der eine „Entstehung", der andere „Vernichtung von Nervenerregung" genannt werden kann, und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der psychische Act des bewussten Wollens und Empfindens mit diesen Vorgängen auf das Innigste verknüpft sind.

Ueberall, wo in der Natur Kräfte scheinbar entstehen oder verschwinden, haben wir uns, unseren jetzigen Kenntnissen gemäss, die wichtige Frage vorzulegen: Unterliegen die betrachteten Erscheinungen dem allgemeinen Gesetze von der Erhaltung der Kraft?

Wir haben ein gewisses Recht, die Beantwortung dieser Frage von theoretischem Standpunkte aus als nicht mehr zweifelhaft zu betrachten. Denn es ist nachgewiesen, dass dieses Gesetz so lange gültig sein muss, als es sich um Kräfte handelt, die in der Richtung der Verbindungslinie zweier materieller Punkte wirken. Da aber Kräfte anderer Art gänzlich ausser dem Bereich unseres Verständnissvermögens liegen, so ist ein Fortschritt unserer Wissenschaft nur möglich, wenn wir annehmen, dass es keine andere Kräfte als diese giebt.

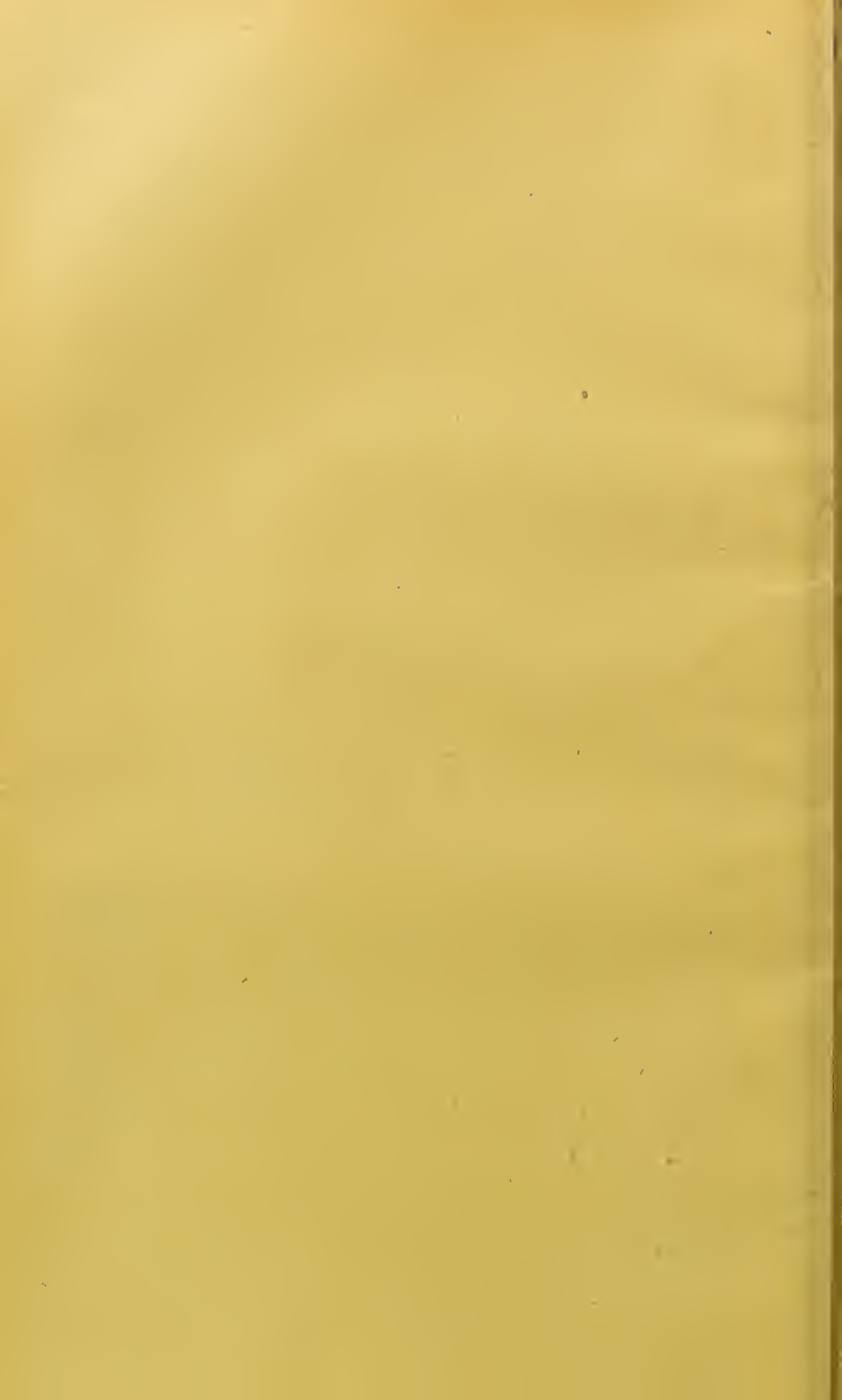
Wenn es sich nun darum handelt, dieses Grundgesetz der Naturwissenschaft auch auf den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsystem in Anwendung zu bringen, so dürfen wir uns nicht verhehlen, dass wir uns hier einer Grenze nähern, die vielleicht als das in der Unendlichkeit liegende Ziel aller naturwissenschaftlicher Forschung bezeichnet werden kann. Wohl ist es denkbar, und auch schon versucht worden, die Gesetze der Mechanik in der

Funktion der Muskeln wiederzuerkennen, auch kann man sich sehr wohl vorstellen, dass sich auch die Thätigkeit der Nervenfaser diesen Gesetzen unterordnen lasse; weit mehr Schwierigkeiten aber stellen sich dem Versuche gegenüber, dieselben Gesetze auch auf die Vorgänge in den Centralorganen des Nervensystems auszudehnen. Aber wenn wir von der Ueberzeugung ausgehen, dass in diesem Gebiete keine anderen Kräfte herrschen, als solche, die sich dem mathematischen Ausdruck von der Erhaltung der lebendigen Kraft fügen, so reducirt sich unsre oben aufgeworfene Frage auf die weit bestimmtere: Wie weit lässt sich nachweisen, dass die Erregungsvorgänge im Organismus jenem Gesetze unterworfen seien?

Ich glaube im Nachfolgenden einen Beitrag zur Lösung dieser Frage geliefert zu haben. Den ersten beiden Abschnitten dieses Buches folgt ein dritter, welcher sich ebenfalls noch mit dem Erregungsvorgange in der Nerven- und Muskelfaser beschäftigt und schliesslich zur Theorie dieser Erscheinungen führt, in der wir uns bemüht haben, den Principien der Mechanik zu folgen. Im vierten und fünften Abschnitt haben wir den noch nicht ganz sichern Schritt von der Nervenfaser zu den Elementen der Nervencentra zu machen versucht. Zuerst betreten wir durch die Bahn der sensibeln Nerven geleitet die Centra der Empfindung, und suchen zu ermitteln, wie sich die in ihnen anlangende Erregung daselbst ausbreitet und wie sie verschwindet. Die von motorischen Nervencentren ausgehende Erregung endlich ist Gegenstand des fünften Abschnittes; wir haben zu diesem Zwecke die Centra des Herzens erwählt, weil die Innervation dieses Organes an sich ein hohes Interesse beansprucht und weil wir hier ein spontan thätiges Centrum zur Verfügung haben, welches wir dem Experiment mit grosser Leichtigkeit unterwerfen können.

Abschnitt I.

Ueber den zeitlichen Verlauf der negativen Schwankung des Nervenstroms.



§ 1. Einleitung.

Aus den berühmten Untersuchungen E. du Bois-Reymond's über thierische Electricität ist es bekannt, dass der Nerven- und Muskelstrom Bewegungserscheinungen zeigt, welche bei der Einwirkung erregender Einflüsse auftreten. Bei jeder Art der Reizung, der diese Organe unterworfen werden, erleidet, so lange die Reizung dauert, der abgeleitete Nerven- oder Muskelstrom eine Verminderung, welche mit dem Namen „negative Schwankung" belegt ist.

Du Bois-Reymond hat mit Hülfe des secundären Tetanus bewiesen, dass der Muskelstrom während der Contraction des Muskels keine continuirliche Verminderung erfährt, sondern, dass während dieser Zeit ein fortwährendes Auf- und Abschwanken des Stromes stattfindet, dem die Magnetnadel nicht folgen kann. Vom Nervenstrom konnte das gleiche Verhalten während der Reizung nicht bewiesen werden, weil ein secundärer Tetanus vom Nerven aus nicht zu beobachten ist. Trotzdem aber war es aus Analogie gestattet, auch auf die negative Schwankung des Nervenstroms das am Muskel Gefundene zu übertragen.

Der genannte Forscher hat es ferner versucht, den Punkt zu bestimmen, bis zu welchem der Muskelstrom bei jeder einzelnen Schwankung herabzusinken vermag *). Zu diesem Zwecke wurde ein Apparat construirt, durch welchen man den Muskel vom Nerven aus in schnell aufeinander folgenden Momenten reizen konnte. Nach jedem Reizmoment konnte der Muskelstrom auf eine kurze Zeit geschlossen werden, und diese Schliessung konnte zu beliebiger Zeit zwischen je zwei Reizen erfolgen. Wenn also während des Tetanisirens zwischen je zwei Reizen der Muskelstrom in einer gesetzmässigen Curve sinkt und wieder steigt, so wird man den tiefsten Punkt dieser Curve ermitteln, sobald die Schliessungszeit des Muskelstroms der Lage nach mit diesem Punkte zusammenfällt. Es musste sich dabei zeigen, ob

*) Untersuchungen, Bd. II, p. 120.

der abgeleitete Strom in diesem Moment sein positives Zeichen beibehalten, oder ob er die umgekehrte Richtung angenommen habe.

Der Apparat leistete aber nicht das Gewünschte. Es liess sich nicht entscheiden, ob der Muskelstrom während der Contraction in einem Moment sein Zeichen umkehre. Dagegen konnte man wahrnehmen, dass die negative Schwankung im Muskel äusserst schnell nach der Reizung eintrat.

In Folgendem habe ich es mir nun zur Aufgabe gestellt, den zeitlichen Verlauf der negativen Schwankung des Nerven- und Muskelstromes zu untersuchen und ich bediente mich hierzu im Wesentlichen desselben Principes, welches von du Bois in dem oben erwähnten Versuche angewendet worden war.

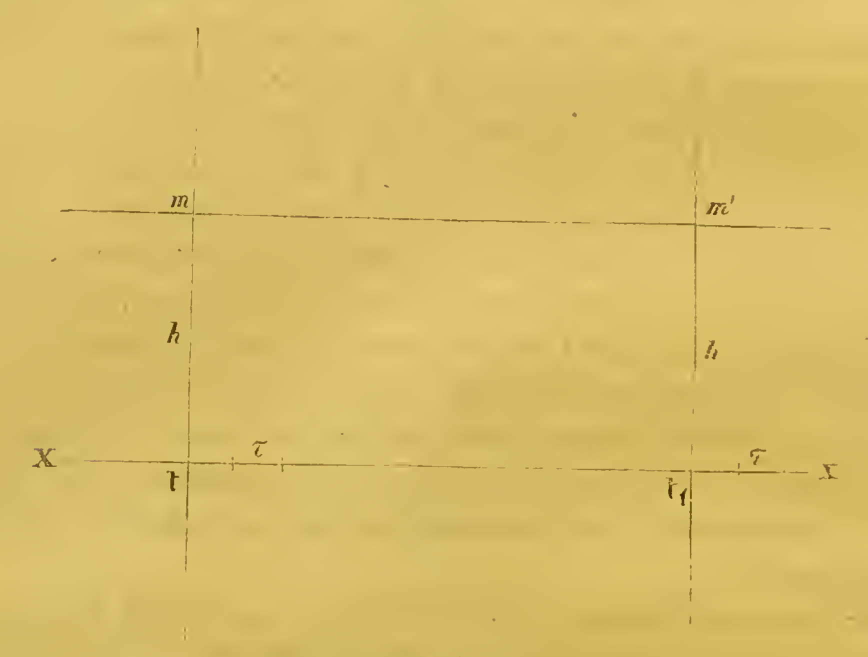


Fig. 1

Um die in Frage stehende Aufgabe deutlicher zu präcisiren, diene nebenstehende graphische Darstellung des zu beobachtenden Vorganges. Es sei (Fig. 1) xx die Abscisse der Zeit, und die Höhe des Nerven- oder Muskelstroms sei als Ordinate h darauf aufgetragen, so dass die Linie mm' den Verlauf dieses Stromes in der Ruhe darstellt. In den Zeitmomenten t, t_1 u. s. w., die alle in gleichen Abständen stehen, wirke nun ein Reiz auf den Nerven oder Muskel ein, so wird zwischen je zwei Reizen eine Veränderung des abgeleiteten Stromes stattfinden, deren Gestalt zu beobachten ist. Zu diesem Ende bleibt der Kreis dieses Stromes über den grössten Theil der Zeit tt_1, t_1t_2 u. s. w. offen und wird nur während einer kurzen Zeit τ

geschlossen, welche sich periodisch wiederholt und sich in gleicher Entfernung von t, t_1, t_2 u. s. w. befindet.

Diese kurze Schliessungszeit τ kann über den ganzen Zeitraum $t\,t_1$ verschoben werden und nimmt dann periodisch stets die entsprechende Stellung zwischen je zwei Reizen ein. Die zur Zeit τ vorhandenen Ströme addiren sich auf diese Weise in ihrer Wirkung auf das Galvanometer, da sie sehr schnell auf einander folgen, und man erkennt aus der Beobachtung derselben, in welcher Weise sich der abgeleitete Strom verändert hat.

§ 2. Beschreibung des Apparates.

Der Apparat*), welcher zu den folgenden Untersuchungen diente, hat nun, wie aus dem Vorhergehenden erhellt, zwei Hauptaufgaben zu erfüllen. Erstens muss er in schnell aufeinanderfolgenden und gleich grossen Intervallen dem Nerven oder Muskel momentane Reize zuführen und zweitens muss er innerhalb dieser Intervalle den Kreis des Nerven- oder Muskelstroms auf sehr kurze Zeit schliessen.

Der Ausführung eines solchen Apparates stellen sich einige mechanische Schwierigkeiten in den Weg. Es ist klar, dass man sich in diesem Falle einer rotirenden Bewegung von möglichst gleichförmiger Geschwindigkeit bedienen muss. Innerhalb jeder Rotation muss durch einen kurz dauernden Contact Schliessung des Stromkreises stattfinden und ausserdem muss durch einen andern Contact ebenso oft der erregende Strom erzeugt werden. Diese Contacte nun dürfen keine zu grosse Reibung verursachen, um den gleichmässigen Gang des Apparates nicht zu stören und müssen ausserdem sichere Schliessung und Oeffnung gestatten.

Diesen Erfordernissen ist im Allgemeinen in folgender Weise genügt worden. Ein um eine senkrechte Axe sich drehendes Rad trägt an seiner Peripherie eine feine Metallspitze, welche einen dünnen Drath während einer Umdrehung leise berührt. Durch diesen Contact wird die primäre Kette einer Inductionsvorrichtung sehr kurze Zeit geschlossen und die beiden dadurch in der secundären Rolle erzeugten Inductionsschläge werden dem Präparate zugeführt. Die beiden Schläge folgen sich so schnell auf einander, dass man sie als einen momentanen Reiz betrachten kann. Der Metallspitze diame-

*) Der Apparat ist in vortrefflicher Weise von dem Mechanikus Herrn Zimmermann in Heidelberg ausgeführt worden.

tral gegenüber befinden sich zwei andere feine Metallspitzen von dem Rade isolirt, aber untereinander leitend verbunden, welche an einem bestimmten Punkte der Umdrehung zwei Quecksilberoberflächen fein streifen. Durch diesen Contact wird auf eine sehr kurze Zeit die Nerven- oder Muskelkette geschlossen, indem der zu untersuchende Strom dem einen Quecksilbergefäss zugeführt durch die beiden Spitzen dem zweiten Gefäss zu- und von dort abgeleitet wird.

Taf. I zeigt einen senkrechten, durch die Axe des rotirenden Rades geführten Durchschnitt des nach diesem Princip construirten Apparates, dessen Maasse denen der Zeichnung genau entsprechen. In einem 13 Cm. hohen und $26^1/_2$ Cm. langen eisernen Rahmen A befindet sich das Axenlager aa, in welchem sich eine stählerne Axe x dreht. Dieselbe trägt ungefähr in ihrer Mitte ein Rad r aus Messing, an welchem die bereits erwähnten Metallspitzen angebracht sind.

Taf. II zeigt den Apparat von oben gesehen. Auf der Peripherie des Rades r sitzt durch ein Stück Kammmasse kk isolirt ein Messingstück m, welches die in einer kleinen Kugel auf- und niederzuschraubende Stahlspitze p trägt. Dieselbe ist schräg nach unten geneigt, so dass ihr oberer Theil der Richtung der Bewegung zugewandt ist. Sie kann während der Rotation mit ihrem untern zugespitzten Ende den dünnen Kupferdraht d berühren, welcher auf einer noch zu beschreibenden Vorrichtung radial gegen das Rad r ausgespannt ist, und auf diese Weise die primäre Kette des Inductionsapparates schliessen.

In Taf. I erkennt man, dass das untere Axenlager a in einer treppenförmigen Messinghülse hh liegt. Dieselbe wird umfasst von einer runden wagrecht liegenden Messingscheibe ss von 9 Cm. Radius, welche man in Taf. II von oben erblickt. Dicht über dieser Scheibe liegt ein um dieselbe Hülse drehbarer Messingarm α, auf welchem die den Draht d tragende Vorrichtung aufsitzt. Diese besteht aus einem senkrecht stehenden hohlen Cylinder y, in welchem in einer Führung ein Messingstück st mit Hülfe einer Mikrometerschraube auf- und abgeschoben werden kann. An diesem Stück ist ein Messingplättchen befestigt, welches durch eine Spalte des Cylindermantels hervorragt und ein Elfenbeinplättchen trägt. Auf letzterem sitzt ein ⊔förmiges Messingklötzchen, über welches der Draht d ausgespannt liegt.

Eine zweite treppenförmige Messinghülse h' h', welche an die

erste angeschraubt ist, trägt zwei drehbare Messingarme l_1 und l_2, welche an ihren Enden zwei rinnenförmige Quecksilbergefässe aus Stahl q_1 und q_2 tragen, die von den Messingarmen durch Kammmasse isolirt sind. Die Spitzen p_1 und p_2 sind dazu bestimmt, die Oberfläche des in q_1 und q_2 befindlichen Quecksilbers zu streifen. Dieselben schrauben sich in der Messingwalze w auf und ab, welche an der Peripherie des Rades durch Kammmasse von demselben isolirt eingeschraubt ist.

Die Scheibe s (Taf. II) hat an ihrer Peripherie eine Kreistheilung in 100 Grade. Der darüber verschiebbare Messingarm a trägt seitwärts ein Messingstück mit einem Nonius n, auf welchem 1 Grad in 10 Theile getheilt ist. Die Schraube b gestattet die feinere Verschiebung dieser Vorrichtung. Sie ruht in einem Kugelgelenk unter dem Messingstück g, welches durch eine Stellschraube t an die Peripherie von s festgeklemmt werden kann und geht durch die Kugel eines Kugelgelenkes am Ende des Armes a, die als Schraubenmutter dient.

Der Strom der primären Kette wird nun durch die Klemme i dem Draht d zugeführt (Taf. II). Bei der Berührung zwischen d und p geht er durch einen Draht, der durch ein Loch u des Rades geführt ist, zu der kreisförmigen Quecksilberrinne nn aus Elfenbein (Taf. I), in deren Quecksilber der Draht rotirt. Von dem Boden der Rinne geht ein Draht, der den zweiten Pol der primären Kette bildet, in einer isolirten Bohrung durch die Hülsen h und h' nach aussen ab.

Die Muskel- oder Nervenkette steht vermittelst zweier durch einen Spalt der Scheibe s gehende Drähte in Verbindung mit q_1 und q_2 und wird durch die darüber streifenden Spitzen auf kurze Zeit geschlossen. Diese Zeit der Schliessung kann beliebig verkürzt werden, indem man die Arme l_1 und l_2 gegeneinander verschiebt.

Die Spitzen p_1 und p_2, ebenfalls aus Stahl, sind an ihrem unteren Ende fein und schneidenartig zugeschärft. Sie sind auch mit ihrem obern Ende gegen die Richtung der Bewegung geneigt und fahren leicht über die Quecksilberfläche hin. Um diesen Contact vollkommen sicher zu machen, müssen sie täglich an ihrer Spitze durch Eintauchen in Kupfervitriollösung verkupfert werden. Ferner muss das Quecksilber so rein als möglich sein und daher täglich erneuert werden. Sind dann die Spitzen gut eingestellt, so ist der Contact sicher und

an dem Quecksilber ist während der Rotation kaum eine Spur von Schwankung wahrzunehmen.

Der Apparat wurde durch eine von Hrn. Geh.-Rath Helmholtz construirte electromagnetische Rotationsmaschine, die einen sehr gleichmässigen Gang besitzt, in Bewegung gesetzt, indem ein Faden die Rolle R des Apparates mit einer Rolle der Rotationsmaschine verbindet. Die Geschwindigkeit des Apparates bestimmt man dadurch, dass man die in einer Minute erfolgenden Umläufe einer markirten Stelle des Fadens und dann die Anzahl der Umdrehungen des Rades die einem Fadenumlaufe entsprechen zählt. Das Letztere geschieht am besten in folgender Weise. Man stellt den Draht d so ein, dass bei der Rotation eine deutlich hörbare Berührung zwischen dem Draht und der Spitze p stattfindet. Dann dreht man die Rotationsmaschine langsam mit der Hand und zählt die Anzahl Berührungen, die in die Zeit von fünf Fadenumläufen fallen. Diese Zahl durch 5 dividirt, giebt dann ziemlich genau die einem Fadenumlauf entsprechenden Umdrehungen. Die Zahl derselben sei gleich U, die Zahl der Fadenumläufe in 60 Secunden gleich UF, und die Zeit einer Umdrehung nenne man Ur, so ist:

$$Ur = \frac{60}{UF \cdot U}''.$$

Die kurze Schliessungszeit der Nerven- und Muskelkette, welche τ genannt werden mag, kann durch die Verschiebung der Quecksilbergefässe gegeneinander variirt werden. Es kommt nun in den folgenden Versuchen darauf an, die Grösse dieser Zeit zu bestimmen. Dies geschieht sehr genau mit Hülfe der fein verschiebbaren Vorrichtung, auf welcher der Draht d angebracht ist, und die ich kurzweg den „Schieber“ nennen will. Zu diesem Zweck verbindet man das Galvanometer mit den Quecksilbergefässen und diese mit einer Kette so, dass beim Eintauchen der Spitzen eine Ablenkung erfolgen kann. Nun wird die Spitze p auf dem Drath d mit Hülfe der Mikrometerschraube fest geklemmt, so dass das Rad den Bewegungen des Schiebers folgt. Dann schiebt man diesen zuerst grob, dann durch die Schraube so weit vor, bis eben am Galvanometer der Ausschlag erfolgt, und liest am Nonius die Stellung des Schiebers ab. Diese soll in der Folge mit Sch_1 bezeichnet werden. Schiebt man nun weiter, so erhält man die Stellung Sch_2, bei welcher der Magnet des Galvanometers wieder in die Ruhelage zurückkehrt.

Jeder Grad der Theilung bedeutet $1/_{100}$ Umdrehung, jeder Grad

des Nonius $^1/_{1000}$ Umdrehung; die ersteren werden daher als Hundertstel, die letzteren als Tausendstel bezeichnet werden. Die Zahlen der Theilung gehen in der Richtung der Rotation abwärts. Es sei demnach z. B.:

$$Sch_1 = 0{,}9370 \text{ und } Sch_2 = 0{,}9254,$$

so ist:

$$\tau = Ur\ (Sch_1 - Sch_2)$$

oder

$$\tau = Ur \cdot 0{,}0116 \text{ Secunde.}$$

In den folgenden Versuchen wird es sich ferner darum handeln, diejenige Zeit zu bestimmen, welche zwischen der Berührung von p und d und dem Moment des Ein- und Austauchens der Spitzen aus dem Quecksilber liegt. Man nehme an die Stellung des Schiebers, die ich mit Sch bezeichnen will, entspreche dem Moment, in welchem die Spitzen austauchen, also $Sch = Sch_2 = 0{,}9254$. Findet in diesem Moment eine Einwirkung auf den Nerven oder Muskel statt, so bleibt fast eine ganze Umdrehungszeit nachher die Kette des Präparates ungeschlossen. Wir werden also in diesem Falle keine Aenderungen des Stromes erwarten. Schieben wir nun den Schieber weiter und finden, dass die erwartete Erscheinung eintritt, bei der Stellung 0,9500, so entspricht die Zeit T zwischen Berührung von p und d und der Oeffnung des Stromes der Differenz $0{,}9500 - 0{,}9254 = 0{,}0246$. Also ist: $T = 0{,}0246 \cdot Ur$.

In derselben Weise berechnet sich auch die Zeit zwischen Reizung und stattfindendem Schluss des Nerven- oder Muskelstroms. Diese Zeit liegt zwischen dem Moment der Berührung von p mit d und dem Eintauchen der Spitzen in das Quecksilber.

Obgleich die eintauchenden Spitzen sehr fein sind und die Oberfläche so leicht als möglich streifen, so werden sie doch durch ihren Stoss eine kleine Verschiebung des Quecksilbers in der Richtung der Bewegung verursachen. Indess der Augenschein überzeugt schon, dass bei guter Einstellung der Spitzen und bei völliger Reinheit des Quecksilbers dieser Fehler sehr klein ist und gegen die Unsicherheiten, die bei der Längenmessung der zu untersuchenden Nerven und Muskeln begangen werden, nicht in Betracht kommt. Auch kann man die Zeit τ messen, während der Apparat im Gang ist. Man leitet den Strom eines Daniells durch den Contact d und durch die beiden Contacte in q und von da in das Galvanometer. Wenn die beiden Contacte zeitlich zusammenfallen, so sieht man eine Ablenkung

eintreten, und indem man den Contact *d* langsam schiebt bis eben eine Ablenkung eintritt, bestimmt man die Punkte Sch_1 und Sch_2.

Ich möchte dem beschriebenen Apparate den Namen „Differential-Rheotom“ geben, weil er dazu dient, um aus der Fläche einer Stromescurve Stücke auszuschneiden.

§ 3. Vorbemerkung.

Obgleich von vornherein vorauszusehen war, dass die Untersuchung der Bewegungserscheinungen des Muskelstroms leichter ausführbar sein würde, als die des Nervenstroms, da die grössere electromotorische Wirkung des Muskels eine bequemere Beobachtung gestattet, so habe ich es doch vorgezogen, mit der Untersuchung des Nerven zu beginnen, weil die Frage, ob die Geschwindigkeit der negativen Schwankung mit der der Erregung identisch ist, es war, von der ich bei dieser Untersuchung ausging. War diese entschieden, so musste die Beurtheilung der übrigen Versuchsergebnisse davon wesentlich beeinflusst werden. Ausserdem ist der Zusammenhang der Erscheinung schon auf den ersten Blick im Muskel complicirter als im Nerven. Der Muskel verändert im Zustand der Erregung seine Gestalt, er leistet mechanische Arbeit und producirt Wärme. Der Nerv dagegen leitet nur durch seine Länge einen molekularen Vorgang, den wir Erregung nennen, und dessen Zusammenhang mit der Erscheinung der negativen Schwankung ermittelt werden soll. Diese Aufgabe erscheint daher zunächst als die einfachere.

Ausserdem musste bei der Construction des Apparates darauf Rücksicht genommen werden, dass die Genauigkeit der Messung vor Allem den zeitlichen Vorgängen im Nerven genüge. War dies der Fall, so konnte man voraussetzen, dass der Apparat dann auch für den Muskel brauchbar sei. So entstand denn der oben beschriebene Apparat allmählich, während ich mit der Untersuchung der negativen Schwankung des Nervenstroms beschäftigt war, und ich setze daher diese Untersuchung voran.

§ 4. Anordnung der Versuche.

Zur Beobachtung der Muskel- und Nervenströme bediente ich mich im Allgemeinen derjenigen Instrumente und Vorrichtungen, welche von E. du Bois-Reymond zu diesem Zwecke angegeben sind. Die Ströme werden durch unpolarisirbare Electroden abgeleitet,

bestehend aus beweglichen Glasröhren, die durch eine mit $1/2$ % ClNa Lösung getränkte Thonspitze geschlossen und mit einer Lösung von $ZnSO_4$ gefüllt sind, in welche ein amalgamirter Zinkstreifen eintaucht, der das Ende der Galvanometerleitung bildet. Durch Aufsetzen der Thonspitzen an verschiedene Punkte des Nerven erhält man den zu beobachtenden Strom.

Als Rheoskop diente mir das Meierstein'sche Galvanometer, welches ich zu den Versuchen über die Natur des electrotonischen Zustandes benutzte und zwar mit denselben Abänderungen. Um Schwankungen des Spiegels so viel als möglich zu vermeiden, wurde der Messingbügel, der die Magnete trägt, an einen $1\,1/3$ Meter langen Coconfaden gehängt. Ein astatisches Magnetpaar diente mir zu den folgenden Versuchen, in denen sich die Empfindlichkeit des Instrumentes sehr gut bewährte.

Ich benutzte zur Untersuchung meistens beide Nerv. ischiad. des Frosches, die an ihren centralen Enden zusammengebunden ihrer Länge nach aneinander lagen. Hierdurch werden die Wirkungen des Stromes wesentlich verstärkt, und ausserdem trocknen die Nerven nicht so schnell aus, als wenn man sie einzeln benutzt.

In Fig. 2 (s. S. 16) ist die ganze Anordnung der Versuche wiedergegeben. A stellt schematisch das Differential-Rheotom vor, dessen Rad durch zwei diametrale Speichen ersetzt ist, in denen die Spitzen p und $p_1 p_2$ stecken. Man erkennt d als den Draht, dessen Berührung mit p den Reiz verursacht, und der über den ganzen Kreis des Instruments verschoben werden kann. Bei dieser Berührung wird die Kette k geschlossen, deren einer Pol mit der Quecksilberrinne bei e (s. Taf. I $n\ n$) verbunden ist, und von deren anderem Pole ein Draht zur primären Spirale P_1 einer Inductionsvorrichtung geht. Die hierdurch in der secundären Spirale P_2 erzeugten Schliessungs- und Oeffnungsinductionsschläge folgen so schnell auf einander, dass man sie als momentan betrachten kann. Sie werden durch Oeffnung des Schlüssels S_2 dem Nerven NN durch die Electroden rr zugeführt.

Am andern Ende dieses Nerven wird von Längsschnitt und Querschnitt ein Strom abgeleitet. Derselbe wird compensirt mit Hülfe des Rheochordes RR. Dieses besteht aus einem 5 Fuss langen, 2 Mm. dicken Kupferdraht, dessen beide Enden mit einem Daniel-schen Element D verbunden werden können. Von R führt ein Draht zum Stromwender W, ebendahin ein auf RR verschiebbarer Draht o.

Der Längsschnitt l des Nerven ist verbunden mit dem Schlüssel S_1 und von diesem führt ein Draht zum Stromwender. Ist S_1 geschlossen, so geht der Nervenstrom durch diesen zum Stromwender und Rheochord. Oeffnet man den Schlüssel S_1, so geht der Strom in das Quecksilbernäpfchen s, das durch einen abnehmbaren Kupferbügel b mit dem andern Näpfchen verbunden ist, von hier zum Galvanometer G und von da zum Schlüssel S_1 nach W, nach o, R wieder nach W und von da zurück zum Querschnitt q.

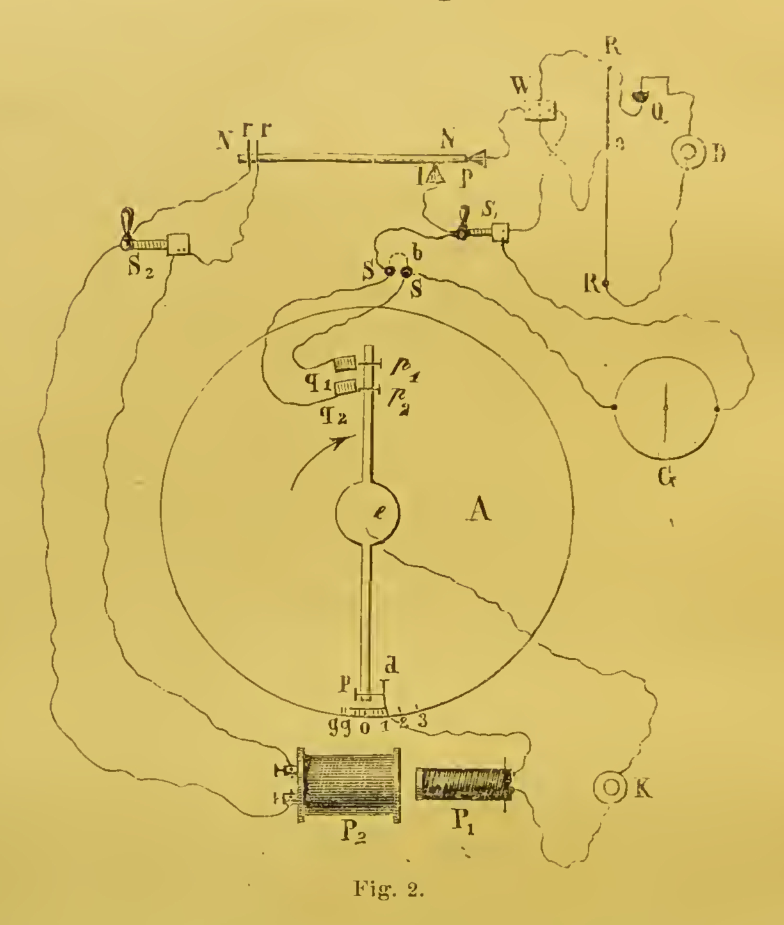


Fig. 2.

Durch den Stromwender W ertheilt man dem Compensationsstrome die dem Nervenstrom entgegengesetzte Richtung, und schiebt den Punkt o auf dem Rheochorde so weit vor, bis der Magnet sich wieder in seiner Ruhelage befindet. Die Entfernung Ro ist dann bekanntlich das Maass für die Stärke des Nervenstroms und wird an einer Theilung abgelesen.

Nachdem dies geschehen ist, entfernt man den Kupferbügel b. Nun kann der Galvanometerkreis nur dadurch geschlossen werden, dass die beiden Spitzen p_1 und p_2 das Quecksilber in q_1 und q_2 berühren, und wenn daher das Rad des Apparates rotirt, so wird dieser

Kreis bei jeder Umdrehung nur für eine bestimmte kurze Zeit τ geschlossen sein.

Da vollständige Compensation des Nervenstromes stattfindet, so bleibt auch während der Rotation der Magnet in seiner Ruhelage. Tritt nun innerhalb der Zeit τ eine Aenderung des Nervenstromes ein, so wird sich dies durch eine Ablenkung kund geben, die im Sinne des Compensationsstroms vor sich geht, wenn eine Abnahme des Nervenstroms sich einstellt. Diese Ablenkung würde natürlich auch ohne Compensation zu beobachten sein, denn der Magnet würde während der Nervenstrom constant bleibt, in Folge der schnell folgenden Schliessung auch eine constante Lage einnehmen, und bei jeder Aenderung des Stromes diese Lage verlassen. Indessen ist die Anwendung der Compensation nothwendig, damit die zu beobachtenden Ausschläge immer von demselben Nullpunkte ausgehen. Ausserdem aber würde ohne Compensation der Nerv durch die Schliessungen seines eignen Stromes fortdauernd gereizt werden.

§ 5. Vorversuche.

Bevor es möglich war, genauere Versuche anzustellen über die zeitlichen Verhältnisse, denen der Ablauf der negativen Schwankung unterworfen ist, musste ich mich erst im Allgemeinen orientiren über die Art, wie dieselbe bei Anwendung des beschriebenen Apparates zur Erscheinung kommt.

Zunächst überzeugte ich mich von der Wirkung der Reizung, die durch den Apparat selbst verursacht wird, während die Nervenkette dauernd geschlossen bleibt. Zu diesem Zwecke wird der Kupferbügel *b* Fig. 2 in die Quecksilbernäpfchen *s s* eingesetzt, und nachdem der Apparat in Bewegung ist, der Draht *d* mit Hülfe der Schraube eingestellt.

Um nun bei der Reizung des Nerven eine beträchtliche negative Schwankung zu erzielen, ist es nothwendig, sich einer ziemlich starken primären Kette *K* zu bedienen. Da nämlich die Zeit der Berührung zwischen *p* und *d* eine ausserordentlich kurze ist, die ich unter $^1/_{20000}$ Secunde schätze, so erreicht der primäre Strom in Folge der Induction bei Weitem nicht seine constante Höhe. Ausserdem war es nothwendig in allen Versuchen der folgenden Art die Magnetkerne aus der primären Rolle zu entfernen, damit durch deren Magnetisirung und Entmagnetisirung der Verlauf der Inductionsströme in der secundären Spirale nicht verzögert werde. Aus diesen Gründen

ist ersichtlich, wesshalb selbst starke primäre Ketten verhältnissmässig nur schwache Reizungen geben.

Ich bediente mich daher meist 6—8 kleiner Grove'scher Elemente als primärer Kette. Diese geben während der Rotation des Rades bei der Berührung von *p* und *d* fast keine oder nur sehr kleine Funken.

Zu bedenken ist nun noch, dass bei dieser Einrichtung der Oeffnungsinductionsschlag zwar eine grössere Intensität, aber eine geringere Dauer besitzt als der Schliessungsinductionsschlag. Bekanntlich verursacht dies bei Anwendung stärkerer Ströme electrotonische Erscheinungen, die im Sinne des Schliessungsschlages erfolgen, und sich mit der Wirkung der negativen Schwankung combiniren*). Wechselt man die Pole der secundären Rolle, so erhält man in diesem Falle von derselben Stelle des Nerven aus verschiedene Ausschläge bei seiner Reizung.

Diese electrotonischen Beimengungen sind nun zunächst bei unseren Versuchen zu vermeiden; ich machte daher den Verlauf der beiden Inductionsströme annähernd gleich, indem ich zur primären Spirale eine Nebenschliessung *C* einschaltete, bestehend aus zwei Kupferplatten, die in $CuOSO_3$-Lösung eintauchen.

Diese Nebenschliessung ist besonders dann anzuwenden, wenn die erregenden Electroden sich in der Nähe der abgeleiteten Strecke *l q* befinden. Liegen sie aber in einer grösseren Entfernung, so ist die Nebenschliessung überflüssig.

Bei Anwendung dieser Anordnungen erreicht man nun bei dauerndem Schlusse der Nervenkette durch Reizung mit Hülfe des Apparates Ausschläge, die sich zu den anzustellenden Versuchen verwerthen lassen. Man muss sich natürlich vor jedem Versuch durch Polwechsel der secundären Spirale davon überzeugen, dass keine electrotonischen Erscheinungen im Spiele sind.

§ 6. Verlauf der negativen Schwankung im Allgemeinen.

Nachdem Alles, wie in den vorhergehenden Paragraphen angegeben, zum Versuch vorbereitet ist, stellt man den Schieber des Apparates am besten zuerst so ein, dass die Berührung zwischen *p* und *d* (Fig. 2) gerade in dem Moment eintritt, in welchem die Oeffnung des Nervenkreises durch die beiden Spitzen p_1, p_2 geschieht. Es vergeht in diesem Falle fast die Zeit einer Umdrehung, bis wieder

*) Siehe du Bois-Reymond, Untersuchungen II, p. 414—416.

ein Schluss der Nervenkette zu Stande kommt, und wenn während dieser Zeit der Process der negativen Schwankung abgelaufen ist, so wird keine Ablenkung des Magneten zu erwarten sein.

In der Figur steht der Schieber beim Theilstrich 1 in dem Moment der Oeffnung des Nervenkreises. Schiebt man ihn nach aufwärts in der Reihenfolge der Zahlen, so vergeht eine bestimmte Zeit, bis die Oeffnung des auf kurze Zeit geschlossenen Nervenkreises eintritt. Steht er zum Beispiel auf dem Theilstrich 3 und beginnt bei dieser Stellung eine durch das Galvanometer wahrnehmbare negative Schwankung, so wäre die Zeit zwischen Reizung und dem Beginn der Schwankung in diesem Falle gleich 0,03 *Ur''*, da *Ur* die Zeit eines Umlaufes ist. Nun wird man durch Weiterschieben des Schiebers ermitteln können, wie sich die negative Schwankung der Zeit nach weiter verändert, und in welchem Zeitpunkte sie schliesslich aufhört.

Ist an dem Apparat der Draht *d* so weit in die Höhe geschraubt, bis die Berührung desselben mit der Spitze hörbar ist, so geschieht die Reizung durch Oeffnen des Schlüssels S_2. Bei eintretender Ablenkung bleibt dieser Schlüssel so lange offen, bis das Maximum derselben eingetreten ist. Man beobachtet also dabei den ersten Ausschlag, den der Schwankungsstrom erzeugt. Dieser ist natürlich nicht proportional der Höhe dieses Stromes, aber man erkennt daran doch zur Genüge, in welcher Weise diese Stromstärken im Allgemeinen zu- und abnehmen.

In allen folgenden Versuchen enthält die Rubrik *Sch* die Stellung des Schiebers bei jeder einzelnen Beobachtung. Die Zahlen der Theilung sind hierin als Hundertstel eines Umlaufes angegeben. Die Stellung ferner, bei der die Oeffnung des Nervenkreises stattfindet, ist als der Nullpunkt anzusehen, von dem das Experiment entweder ausgeht, oder zu dem es in andern Fällen zurückkehrt. Da dieser Nullpunkt, der, wie oben schon angegeben, das Zeichen Sch_2 trägt, häufig in den hohen Zahlen der Theilung liegt, so ist man genöthigt, während des Experiments den Schieber über den Nullpunkt der Theilung fortzuschieben. Daher erhalten die Zahlen rechts von der Null der Theilung eine vorgesetzte 1. Findet also z. B. die Stellung Sch_2 bei dem Theilstrich 99 statt, so ist $Sch_2 = 0{,}990$, der Theilstrich 0 ist 1,000, 1 ist 1,010 u. s. w. Diese vorgesetzte 1 bleibt so lange, bis der Schieber bei seinem Umgang wieder auf 99 steht; denn befindet er sich z. B. auf 98, so beträgt die Zeit von der Reizung bis zur nächsten Oeffnung des Nervenkreises (1,98—0,99) *Ur''*. Die

Zahlen der Rubrik A sind die Ablenkungen, welche bei der Reizung eintreten, in Theilen der Scala angegeben. Sie tragen ein negatives Vorzeichen, wenn die Ablenkung der Richtung des ursprünglichen Nervenstromes entgegengesetzt ist, ein positives, wenn sie diesem gleichgerichtet sind. Die dritte Rubrik *UF* enthält die Umläufe des Fadens in einer Minute. Da bei so complicirter Anordnung in einander greifender Vorrichtungen es unvermeidlich ist, dass zuweilen Unregelmässigkeiten im Gang der Apparate vorkommen, so werden diese Umläufe von Zeit zu Zeit gezählt, hauptsächlich dann, wenn es sich um die Ermittelung bestimmter Zeitpunkte handelt.

Die vierte Rubrik $C\,p$ giebt die Stellung des Compensationsrheochords, also die Länge $R\,o$ in Centimetern; sie ist das Maass für die Stärke des Nervenstroms und daher mit einem positiven Vorzeichen versehen.

Die letzte Rubrik *NS* enthält schliesslich den ersten Ausschlag, welchen die negative Schwankung bei dauernd geschlossenem Nervenkreise giebt.

Aus diesen so angestellten Versuchen der Versuchsreihe I (s. unten S. 37) ergiebt sich nun zunächst im Allgemeinen, dass die negative Schwankung sehr kurze Zeit nach dem Moment der Reizung auftritt, dass sie ferner eine gewisse Dauer besitzt, die ebenfalls sehr klein ist, so dass sie sehr schnell im Nerven wieder verschwunden ist.

Im Versuch 1 beginnt die Beobachtung bei der Stellung $Sch_2 =$ 0,944. In diesem Moment wird gerade die Nervenkette geöffnet, und es verfliesst fast die Zeit einer ganzen Umdrehung, bis die Kette wieder geschlossen wird. In diesem Falle ist keine negative Schwankung zu beobachten und ebenso in dem ähnlichen Falle der übrigen Versuche. Rückt nun der Schieber weiter vor, so dass die Reizung geschieht während noch die Spitzen p_1 und p_2 mit dem Quecksilber in Berührung sind, so tritt bei einer gewissen Stelluug, in Versuch 1 bei 0,955, die erste Ablenkung im Sinne der negativen Schwankung ein.

Diese Thatsache beweist also, dass zwischen Reizung an einem Punkte des Nerven und dem Beginn der negativen Schwankung an einer in gewisser Entfernung befindlichen abgeleiteten Stelle eine messbare Zeit vergeht.

Die Erscheinung der negativen Schwankung in dem abgeleiteten Nervenstück besitzt aber auch eine messbare Dauer. Denn rücken wir mit dem Schieber noch weiter vor,

so nehmen die Ablenkungen immer mehr zu und erreichen schliesslich ein Maximum, auf welchem sie bei weiterem Vorschieben längere Zeit verharren. Dies ist in Versuch 1 von 0,960 bis 0,980 der Fall. Dann aber nehmen die Ausschläge wieder ab und hören endlich ganz auf, was bei 0,994 geschieht.

Schiebt man nun den Schieber noch weiter von seiner ersten Stellung ab, so erhält man von keiner Stelle aus irgend einen Ausschlag des Magneten. Ja man kann den Schieber ganz herumrücken über den Theilkreis des Apparates; es tritt nicht eher wieder eine Ablenkung am Galvanometer ein, bis der Schieber wieder über seine erste Stellung hinausgerückt ist und diejenige erreicht hat, in welcher vorher die erste Ablenkung in negativem Sinne beobachtet wurde.

So bestätigt sich demnach auf das Vollkommenste die Voraussagung *du Bois-Reymond's*, nach welcher auch die negative Schwankung des Nervenstroms analog der des Mukelstroms nicht in einer der Zeit nach constant bleibenden Schwächung dieses Stromes besteht, sondern *in einem schnell auf jede Reizung folgenden Herabsinken und Wiederaufsteigen desselben.*

Aus der Versuchsreihe I lässt sich auch im Allgemeinen die Gestalt der Curve bestimmen, in welcher die negative Schwankung zu- und abnimmt. Um den Verlauf dieser Curve genau zu construiren, müsste man die Schliessungsdauer des Nervenkreises sehr klein wählen, so dass man nur ein sehr kleines Stück aus dem Flächenraum der Curve ausschneidet. Dieses Verfahren erreicht in Wirklichkeit mit den angegebenen Hülfsmitteln sehr bald eine Grenze, da die Ausschläge des Galvanometers zu klein werden. In einigen Versuchen gelang es mir jedoch, diese Zeit auf 0,0003 Sec. zu reduciren.

In den Versuchen 4, 5, 6 sieht man nun, dass die negative Schwankung bei ihrem Eintreten schneller wächst als bei ihrem Verschwinden abnimmt. Da indess die Reizungen, bei denen der Beginn der negativen Schwankung beobachtet wurde, denjenigen, welche dem Ende derselben entsprechen, vorangehen, so spielt die Ermüdung hierbei eine wesentliche Rolle. Wichtiger sind daher die Versuche 4 und 8, in denen das Ende der negativen Schwankung zuerst aufgefangen wurde, und wo trotz der Ermüdung die Erscheinung dieselbe war.

Die Curve der negativen Schwankung steigt also zu ihrem Maximum steil an und sinkt dann langsamer wieder auf Null zurüek.

§ 7. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung im Nerven.

Dass zwischen dem Moment der Reizung des Nerven und dem Beginn der negativen Schwankung des abgeleiteten Stromes eine messbare Zeit vergeht, ergiebt sich bereits aus den Versuchen des vorigen Paragraphen. Wollte man hieraus auf die Geschwindigkeit, mit der sich die negative Schwankung fortpflanzt, schliessen, so muss man bedenken, dass möglicherweise eine Zeitdauer erforderlich ist, bis der Process der negativen Schwankung an der gereizten Stelle beginnt. Es wird daher nöthig sein, zur Entscheidung der angeregten Frage directe Versuche anzustellen.

In der Versuchsreihe II werden die Nerven wie vorher von Längsschnitt und Querschnitt abgeleitet, zuerst aber an einer der abgeleiteten Strecke entfernteren und dann an einer derselben näheren Stelle gereizt. Beidemal wird beobachtet, bei welcher Stellung des Schiebers die ersten Spuren der negativen Schwankung erscheinen. Die Differenz dieser Stellungen entspricht dann der Zeit, in welcher die negative Schwankung den Weg zwischen den beiden gereizten Punkten zurücklegt. Hierbei muss die Stärke der Reize so abgemessen werden, dass die Gesammtgrösse der negativen Schwankung beidemale möglichst dieselbe ist. Ferner geht die Reizung der entfernteren Stelle der der näheren stets voran, da der Nerv an der ersteren zu schnell abstirbt. Diese so angestellten Versuche ergeben nun für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung g (der in einer Secunde zurückgelegte Weg in Metern ausgedrückt) folgende Resultate:

Nummer des Versuchs.	g.
12 . . .	(17,132) Meter.
13 . . .	24,274 „
14 . . .	28,535 „
15 . . .	31,990 „
16 . . .	28,103 „
17 . . .	26,588 „
18 . . .	32,105 „
19 . . .	29,430 „
Mittel . .	28,718 Meter.

Vernachlässigt man den Versuch 12, dessen Resultat von denen der übrigen zu erheblich abweicht, so erhält man als Mittelzahl 28,718 Meter. Diese Zahl stimmt gut genug mit derjenigen überein,

welche von Helmholtz für die Geschwindigkeit der Erregung im Froschnerven mit Hülfe der Muskelzuckung gefunden worden ist. Der Erregungsvorgang und der Vorgang der negativen Schwankung des Nerven besitzen also ein und dieselbe Geschwindigkeit.

Aus der Versuchsreihe I lässt sich nun, wie bereits bemerkt, die Zeit vom Moment der Reizung bis zum Beginn der negativen Schwankung ableiten. Freilich lässt sich letzterer nicht mit der wünschenswerthen Sicherheit feststellen, da die Schwankung eine gewisse Grösse erreicht haben muss, um bemerkbar zu sein. Betrachtet man indess die berechnete Zeit als die Zeit der Fortpflanzung von der gereizten Stelle bis zur ersten ableitenden Electrode, welche dem Längsschnitt anliegt, so erhält man für g Werthe, welche den obigen nahe kommen. Diese Werthe werden im Allgemeinen zu klein ausfallen, weil der Anfang der Schwankung aus dem obigen Grunde etwas zu spät zur Erscheinung kommt.

Diese Werthe sind:

Versuch.	g.
3	29,845
4	24,160
5	(19,684)
6	24,438
7	25,300
9	27,214
10	(16,545)
11	21,190
Mittel	25,858 Meter.

Nach Ausscheidung der Versuche 5 und 10, welche zu sehr von der Mehrzahl abweichen, erhält man also eine Mittelzahl, die in den Grenzen der Werthe aus Reihe II liegt. Hieraus kann man den Schluss ziehen, dass zwischen dem Moment der Reizung durch Inductionsströme und dem Beginn der Schwankung an der gereizten Stelle kein durch unsere Mittel messbarer Zeitraum vergeht.

Ausserdem lässt sich aus diesem Resultat entnehmen, in welcher Weise die negative Schwankung in die abgeleitete Strecke eintritt. Es fällt nämlich ihr Anfang in den Moment, in welchem die Fortpflanzung bis zur ersten vom Längsschnitt ableitenden Electrode stattgefunden hat. Hat sie diesen Punkt um ein Weniges überschritten, so kommt sie zur Beobachtung, in-

dem hiermit in der abgeleiteten Strecke der Process der negativen Schwankung beginnt.

§ 8. Dauer der negativen Schwankung.

Der Vorgang der negativen Schwankung in einer von Längs- und Querschnitt abgeleiteten Nervenstrecke ist kein momentaner, sondern nimmt einen mit unsern Mitteln sehr wohl messbaren Zeitraum ein. Er tritt ferner nicht momentan in seiner vollen Stärke auf und verschwindet ebensowenig plötzlich. Vielmehr zeigen die angestellten Versuche, dass jedesmal, nachdem ein einzelner Reiz erfolgt ist, die Curve der negativen Schwankung innerhalb einer gewissen Zeit ein Maximum erreicht, um dann langsamer wieder zu verschwinden. Die Versuchsreihe I enthält eine Anzahl Versuche, in welchen die Grösse der negativen Schwankung für verschiedene Momente ihres Verlaufes beobachtet wurde, von dem Moment an, in welchem sie nach stattgehabter Reizung anfing zu erscheinen bis zu dem Moment, in welchem sie verschwand.

Nennen wir die Stellung des Schiebers, bei der der Anfang der negativen Schwankung erscheint, Sa und die Stellung, bei der das Ende derselben erscheint, Se, so ist die Dauer der ganzen Schwankung $= (Se - Sa - \tau) \cdot Ur$; wo τ die Schliessungszeit des Nervenkreises $(Sch_1 - Sch_2)$ bedeutet und Ur die Umdrehungszeit des Rades.

Nach dieser Methode sind folgende Werthe für die Dauer der negativen Schwankung $= \vartheta$ erhalten worden:

Versuch.	lq.	ϑ.
1	—	0,0006744 Sec.
3	13	0,0008041 „
4	5	0,0006031 „
5	9	0,0006952 „
6	7	0,0007161 „
8	4	0,0005626 „

Die zweite Rubrik enthält die Länge der abgeleiteten Strecke, und es ist ziemlich deutlich, dass dieselbe von Einfluss ist auf den Werth von ϑ, und zwar nimmt allgemein die Dauer der negativen Schwankung mit dieser Strecke um Etwas zu. Indessen ist noch nicht zu beurtheilen, wie weit die Beobachtungsfehler und die Verschiedenheiten bei constanter abgeleiteter Strecke darauf von Einfluss sind.

Die Versuchsreihe III ist zu demselben Zwecke in anderer Weise angestellt worden. Es wurde in diesen Versuchen nur das Ende der negativen Schwankung mit Hülfe des Apparates aufgefangen, während im Uebrigen das Verfahren ganz dasselbe blieb. Dagegen wurde der Anfang der negativen Schwankung nicht beobachtet, vielmehr aus der angenommenen Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 28 Metern in der Secunde berechnet, wann derselbe bei jedesmaliger Entfernung der gereizten Stelle vom abgeleiteten Längsschnitt eintreten müsse. Diese Methode hatte den Vortheil, dass der Nerv nicht durch zu häufige Reizungen ermüdet wurde.

Bezeichnen wir mit Se die Stellung des Schiebers, die dem Ende der negativen Schwankung entspricht, so ist $(Se - Sch_1) \cdot Ur$ die Zeit von der Reizung bis zum Ende der negativen Schwankung. Also ist $(Se - Sch_1)\ Ur - t$ die Dauer der negativen Schwankung, wenn t die Zeit der Fortpflanzung von der gereizten Stelle zur ersten ableitenden Electrode ist. Hiernach sind für ϑ folgende Werthe erhalten worden:

Versuch.	lq.	ϑ.
20 . . .	6 mm. . . .	0,0005797 Sec.
22 . . .	6 „ . . .	0,0006304 „
23 . . .	7 „ . . .	0,0007981 „
24 . . .	7 „ . . .	0,0008022 „

In diesen Versuchen ist die abgeleitete Strecke fast gleich gross. Trotzdem schwankt der Werth für ϑ innerhalb derselben Grenze wie in der Versuchsreihe I.

Aus der Versuchsreihe I*) erhielt man für ϑ einen Mittelwerth:

$$\vartheta = 0{,}0006759 \text{ Sec.}$$

Aus der Versuchsreihe III erhält man als Mittelwerth:

$$\vartheta = 0{,}0007026 \text{ Sec.}$$

Was nun die Länge der abgeleiteten Strecke betrifft, so lässt sich aus den angeführten Versuchen nicht mit Sicherheit auf deren Einfluss schliessen, denn beide Versuchsreihen ergeben dieselben Schwankungen für den Werth von ϑ. Wohl aber sollte man vermuthen, dass ein solcher Einfluss existirt. Denn bedenkt man, dass

*) In meiner Mittheilung in den Sitz.-Ber. d. Berl. Akad. ist angegeben, dass die Dauer der negativen Schwankung sich vergrössert um die Zeit der Fortpflanzung innerhalb der abgeleiteten Strecke. Eine Revision der Versuche hat ergeben, dass dies nicht der Fall ist.

das Absterben der Nerven vom angelegten Querschnitt aus in stetem Vorschreiten begriffen ist, so wird es nicht gleichgültig sein, wie weit der vom Längsschnitt abgeleitete Punkt vom Querschnitt entfernt ist. Der Process der negativen Schwankung wird an diesem Punkte um so lebhafter auftreten, je geringer sein Verlust an Erregbarkeit ist, den er durch Absterben erlitten hat.

§ 9. Die absolute Grösse der negativen Schwankung.

Dass die Gesammtstärke der negativen Schwankung, welche bei dauernd geschlossenem Nervenstrome unter Einwirkung tetanisirender Reize am Galvanometer sichtbar wird, mit der Stärke der Reizung zunimmt, ist bereits von du Bois-Reymond gezeigt worden. Diese Erscheinung könnte nun verschiedene Ursachen haben. Entweder es nimmt die Intensität der einzelnen auf jeden Reiz folgenden Schwankungen mit der Stärke des Reizes bei gleichbleibender Dauer derselben zu, oder es nimmt die Dauer zu bei gleichbleibender Intensität, oder endlich es verändern sich beide Grössen gleichzeitig in demselben Sinne.

Von diesen drei Möglichkeiten entspricht nur die erste der Wirklichkeit. Es wächst die absolute Höhe derjenigen Curve, welche den Ablauf einer einzelnen negativen Schwankung darstellt, mit der Stärke des vorangegangenen Reizes, ohne dass die Dauer der Schwankung dabei wesentlich zunimmt. Wenigstens ist es mir nicht gelungen, eine gesetzmässige Veränderung dieser Dauer bei Verstärkung der Reize mit den mir zu Gebote stehenden Hülfsmitteln zu constatiren, obgleich ich nicht in Abrede stelle, dass eine solche Veränderung mit feineren Hülfsmitteln vielleicht erkennbar sein dürfte.

Im Wesentlichen also beruht das durch wachsende Reize erzeugte Stärkerwerden der negativen Schwankung in dauernd geschlossenem Nervenkreise auf dem Wachsen der absoluten Höhe jeder einzelnen Schwankungscurve, und indem sich die Wirkung dieser einzelnen momentanen Ströme addirt, erzeugen sie mit zunehmender Intensität immer grösser werdende Ablenkungen am Galvanometer.

Welche Abhängigkeit nun ferner zwischen der Reizstärke und der Höhe der Schwankungscurve unter gleichbleibenden Bedingungen besteht, ist eine Frage, die sich mit unsern Hülfsmitteln noch nicht genügend entscheiden lässt. Wohl aber lässt sich ermitteln, bis zu

welcher Grenze die negative Schwankung anwachsen kann, wenn man die Reize verstärkt.

Bekanntlich ist diese Frage nicht zu entscheiden, wenn der Nervenkreis während der Reizung dauernd geschlossen bleibt. Die Versuche, welche du Bois-Reymond hierüber anstellte, ergaben stets einen positiven Ausschlag, wenn der abgeleitete Strom während des Tetanisirens in das Galvanometer geleitet wurde. Es überwiegt also bei dieser Art des Versuches die positive Ablenkung über die negative.

Die zunächstliegende Grenze, welcher die negative Schwankung sich nähert, ist die Höhe des ruhenden Nervenstromes, dessen negative Schwankung man beobachtet. Wir haben daher zu untersuchen, ob in dem Moment, in welchem die Schwankungscurve ihr Maximum erreicht hat, der abgeleitete Strom Null sein oder gar sich umkehren kann.

Zu diesem Behufe werden die beiden Quecksilbergefässe des Apparates so eingestellt, dass die Schliessungszeit τ des Nervenkreises möglicht kurz ist. Der Schieber des Apparates muss ferner bei jedem Versuch in eine solche Lage gebracht werden, dass nach jedesmaligem Reize die Schliessungszeit mit dem Maximum der daraut folgenden negativen Schwankung zusammenfällt. Hat man dies auf die bereits bekannte Art ermittelt, wobei man ganz nach der Methode dei Versuchsreihe I verfährt, so hebt man die Compensation des Nervenstromes auf und misst den ersten Ausschlag am Galvanometer, welchen diejenigen Schliessungen des Nervenkreises erzeugen, die durch den in Thätigkeit gesetzten Apparat entstehen, ohne dass der Nerv während dieser Zeit gereizt wird. Dieser Ausschlag tritt ein, sobald der Schlüssel (S_1, Fig. 2) geöffnet oder noch besser, sobald der Schluss bei Q aufgehoben wird und ist von der Stärke des ruhenden Nervenstromes abhängig.

Alsdann wird der Schlüssel zum Tetanisiren S_2 geöffnet und gleich darauf der Schlüssel S_1. Der nunmehr erfolgende Ausschlag hängt ab von dem Unterschied der Stärke des ruhenden Stromes und der der negativen Schwankung in dem beobachteten Zeitraum. Die Richtung des Ausschlags wird daher anzeigen, welcher Strom der stärkere ist. Die Versuchsreihe IV gibt auf die vorgebrachte Frage eine unzweideutige Antwort. Die Rubrik *An* enthält die Ausschläge, welche vom ruhenden Nervenstrom herrühren, die Rubrik *As* diejenigen, welche die Maxima der negativen Schwankungen her-

vorbringen. In einigen Versuchen sind die letzteren Ausschläge zwar positiv aber kleiner als die ersteren. In anderen dagegen gehen sie durch den Nullpunkt hindurch, werden negativ und sind sogar meistens viel grösser als die entsprechenden Ausschläge des ruhenden Nervenstroms.

Da es bei diesen Versuchen ganz besonders darauf ankam, dass jede Einmischung electrotonischer Erscheinungen ausgeschlossen bleibt, weil auch die negative Phase des Electrotonus absolut negative Ausschläge erzeugen kann, so ist in einigen Versuchen der Polwechsel der secundären Spirale, deren Ende die erregenden Electrotoden sind, vorgenommen. Auch in diesen Fällen trat nach der Vertauschung der Pole ein absolut negativer Ausschlag ein, wenn ein solcher vorher dagewesen war.

Diese Versuche beweisen also zur Genüge, dass dies Wachsen der negativen Schwankung keine Grenze findet an dem Punkte, in welchem der abgeleitete Strom Null wird. Vielmehr kann bei stärkeren Reizen die Stärke der negativen Schwankung grösser werden als die des Nervenstroms, ja sogar diese um ein Vielfaches übertreffen.

§ 10. Graphische Darstellung der erhaltenen Resultate.

Wir haben im Vorhergehenden uns bereits des Ausdruckes „Schwankungscurve“ bedient, deren Begriffe schon von E. du Bois-Reymond in dieses Gebiet eingeführt ist. Versuchen wir nun die Ergebnisse unserer Experimente als eine wirkliche Curve aufzuzeichnen, deren Abscissenaxe die Zeit vorstellt.

Diese Abscisse sei in Fig. 3 (S. 29) die Linie $t\ t'$, und die Ordinate h entspreche der Höhe des von Längs- und Querschnitt abgeleiteten Nervenstroms. Die in der Entfernung h mit $t\,t'$ gezogene Parallele $r\,r'$ bedeutet demnach den Zustand des ruhenden Nervenstromes, wenn man annimmt, dass dieser in der Zeit einer Beobachtung seine Intensität nicht ändert. Nun sei ferner $t\ t'$ die Zeit, in der sich das Rad des Apparates einmal um seine Axe dreht, und der Punkt t sei derjenige, in welchem der Apparat dem Nerven einen Reiz zuführt. Es wird dann auch im Moment t' und in den gleich weit von einander abliegenden Momenten t'', t''' u. s. w. der Nerv von einem Reize getroffen werden.

Zwischen je zwei Reizen kann nun mit Hülfe des Apparates der Nervenstrom für eine kurze Zeit τ geschlossen werden, während er

innerhalb des übrigbleibenden Zeitraumes geöffnet bleibt. Ferner gestattet der Apparat den Zeitraum zwischen dem Moment der Reizung und der Zeit τ zu variiren. Dies geschieht in Wirklichkeit dadurch, dass der Moment t (t', t'' u. s. w.) mit dem Schieber um die Peripherie der getheilten Scheibe gedreht wird, während die Schliessung τ immer an demselben Orte bleibt. Statt dessen wollen wir uns der Einfachheit halber vorstellen, die Zeit τ könnte von t bis t' verschoben werden (was natürlich zu denselben Resultaten geführt hätte), während t dieselbe Lage beibehält.

Auf diese Weise gelingt es, den Zustand des vom Nerven abgeleiteten Stromes in beliebig kleinen Zeiträumen, welche zwischen je zwei Reizen eine beliebige Lage haben, zu ermitteln.

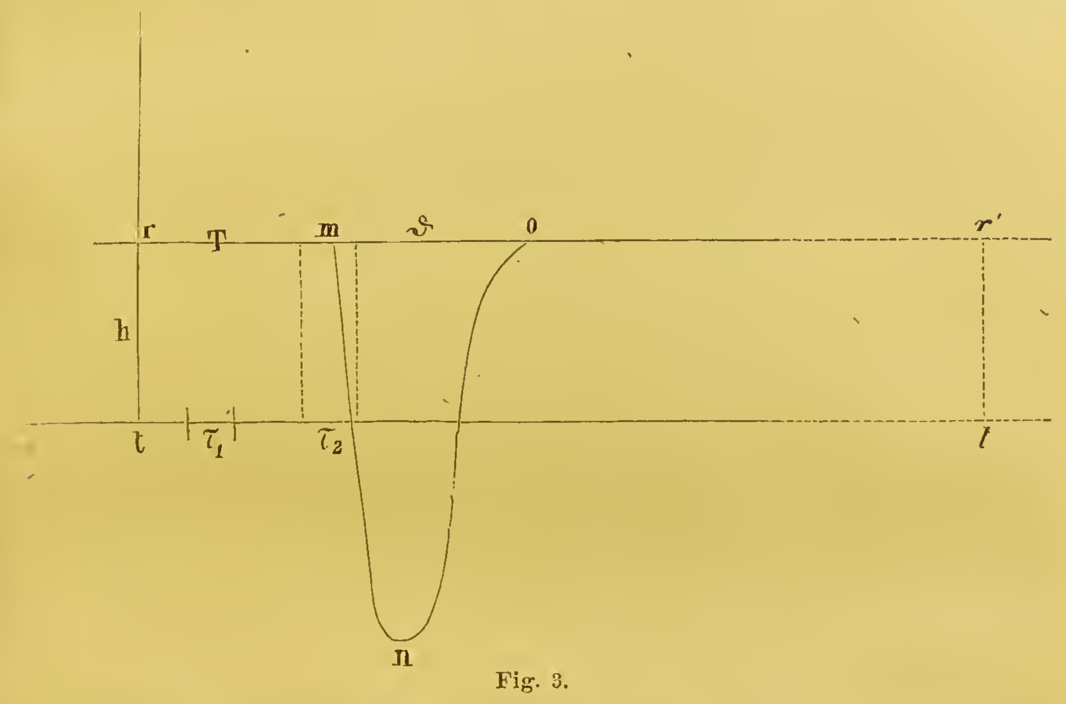


Fig. 3.

Denken wir uns, dass dieser Zeitraum sich in τ_1 befindet, nachdem im Moment t eine Reizung des Nerven stattgefunden hat, so nehmen wir doch keine Aenderung des abgeleiteten Stromes wahr. Damit die erste Spur einer solchen Aenderung sichtbar werde, müssen wir die Schliessungszeit weiter nach t' vorrücken, und wir nehmen dieselbe als Verminderung des Stromes, als negative Schwankung wahr, sobald wir bis zur Lage τ_2 vorgerückt sind. Durch weiteres Vorschieben von τ entsteht nun eine Curve $m\ n\ o$, welche steil herabsinkt, langsamer wieder aufsteigt und sich allmälig der Linie $r\ r'$ wieder anschliesst. Der tiefste Punkt n dieser Curve kann

oberhalb der Abscisse liegen, auf derselben und tief unter dieselbe herabsinken.

Die Linie $rm = T$ entspricht nun derjenigen Zeit, in welcher sich die negative Schwankung vom Punkte der Reizung bis zur ersten ableitenden Electrode im Nerven fortgepflanzt hat. Indem wir diese Entfernung dividirten durch die am Apparate abgelesene Zeit, erhielten wir die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung, welche 25,3—28,7 Meter in der Secunde beträgt.

Ferner wurde die der Linie mo entsprechende Zeit ϑ am Apparate abgelesen. Dieselbe bedeutet die Dauer der negativen Schwankung innerhalb der abgeleiteten Strecke und sie besitzt einen Werth von 0,0006—0,0007 Secunden.

Die Figur muss man sich, um den wirklichen Vorgang graphisch darzustellen, sehr oft hintereinander wiederholt denken. Während die Reize immer in die Momente t, t', t'' u. s. w. fallen, liegen die Schliessungszeiten τ immer gleich weit von dem entsprechenden Reizmoment ab. Nimmt aber diese Zeit z. B. die Lage τ_2 an, so summiren sich alle Anfänge der Schwankungscurve, so oft die Wiederholung stattfindet, zu einer gemeinsamen Wirkung auf das Galvanometer. Diese Wirkung ist gleich der eines constanten Stromes, dessen Höhe gleich ist dem Flächeninhalt aller über τ befindlichen Curvenstücke, dividirt durch die Zeit der Beobachtung. Mit Hülfe dieser die Summation erzielenden Einrichtung des Apparates ist es uns möglich gewesen, die Anfänge, den Verlauf und die Enden der Schwankungscurven wahrzunehmen, während es bisher nicht gelungen ist, die durch einen einzelnen Reiz entstandene negative Schwankung des Nervenstroms am Galvanometer zu beobachten.

§ 11. Construction der Reizwelle in der Nervenfaser.

Nach dem Ergebnisse der vorangegangenen Versuche kann es wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, dass der Vorgang der Erregung in der Nervenfaser und derjenige Vorgang, welchen wir durch die Erscheinung der negativen Schwankung des Nervenstromes wahrnehmen, ein und derselbe ist. Beide Vorgänge pflanzen sich von dem Orte der Reizung nach beiden Seiten hin fort und schreiten mit derselben Geschwindigkeit in der Nervenfaser vor.

Der Vorgang der Erregung eines Nerven gibt sich im lebenden Organismus entweder durch Empfindung im Centralorgan des Nervensystems oder durch Contraction von Muskeln zu erkennen. Diese

beiden Erscheinungen sind aber nur die Zeichen der Erregung, und entstehen nicht etwa dadurch, dass sich die in den Nerven bei der Erregung frei werdenden Kräfte in andre verwandeln, die in den Muskeln und in den Nervencentren auftreten. Vielmehr spielt die Erregung der Nervenfaser nur die Rolle einer auslösenden Kraft, welche verschiedene Wirkung erzeugt, wenn sie verschiedenen Mechanismen zugeleitet wird. In den Nervencentren löst sie Empfindung, in den Muskeln Zuckung aus und kann wie bekannt im Organismus auch noch andre Vorgänge auslösen.

Aus den Erscheinungen der Zuckung und Empfindung lässt sich daher das Wesen derjenigen Kraft nicht ergründen, welche während der Erregung in der Nervenfaser thätig ist. Denn da diese Kraft nur eine auslösende ist, so ist die Erregung der Muskeln und der Nervencentra noch von andern Variabeln, den in ihnen befindlichen Spannkräften, abhängig. Setzt man letztere als constant voraus, so lässt sich allerdings eine Gleichung zwischen der Grösse der Nervenerregung und der Grösse der von ihr ausgelösten Kraft denken. Für die Empfindung in den Nervencentren und dem ihr entsprechenden Reize ist bekanntlich von Fechner*) eine Gleichung aufgestellt worden, für die Muskelthätigkeit und den entsprechenden Reiz aber hat eine solche sich noch nicht finden lassen. Wäre sie gefunden, so könnte sie auch nur innerhalb gewisser Grenzen Gültigkeit haben. Obgleich daher alle Veränderungen der Nerventhätigkeit, die wir mit Hülfe der Muskelzuckung erkennen, uns wichtige Aufschlüsse über den Vorgang in den Nerven zu geben vermögen, so wäre es doch ein vergebliches Bemühen, auf diesem Wege das Wesen dieses Vorganges näher ergründen zu wollen. — Die Nervenerregung verhält sich nach unsern Beobachtungen nicht anders zur Muskelthätigkeit als die Electricität und andre erregende Kräfte. Denn beide, Electricität und Nervenerregung, bringen als auslösende Kräfte Zuckung hervor, die beidemal in derselben Gesetzmässigkeit zur Erscheinung kommt. Aber ebensowenig, wie es möglich gewesen wäre, das Ohm'sche Gesetz mit Hülfe des stromprüfenden Froschschenkels zu ermitteln, so kann man auch nicht erwarten, die Gesetze der Nervenerregung durch die Muskelzuckung allein feststellen zu können.

Ganz anders als Zuckung und Empfindung verhält sich die negative Schwankung zur Nervenerregung. Wir beobachten diese Er-

---

*) Das psychophysische Gesetz.

scheinung nicht erst mit Hülfe eines zweiten Organes, das mit dem Nerven in natürlichem Zusammenhange steht, sondern wir beobachten sie an dem erregten Nerven selbst. Wir wissen jetzt ferner, dass in jedem Nervenstückchen, in welchem der Erregungszustand herrscht, auch der Vorgang der negativen Schwankung vorhanden ist, und dass beide Erscheinungen zu gleicher Zeit ihr Ziel erreichen. Wir wollen daher aus den gewonnenen Resultaten abzuleiten versuchen, in welcher Weise der Process der negativen Schwankung in der Nervenfaser sich ausbreitet, und dann zusehen, was sich hieraus für den Vorgang der Erregung folgern lässt.

Es sei nun Fig. 4 NN' eine Nervenfaser, welche in p gereizt werden kann. An den Querschnitt q sei eine Electrode eines ableitenden Bogens angelegt, während die andre Electrode am Längs-

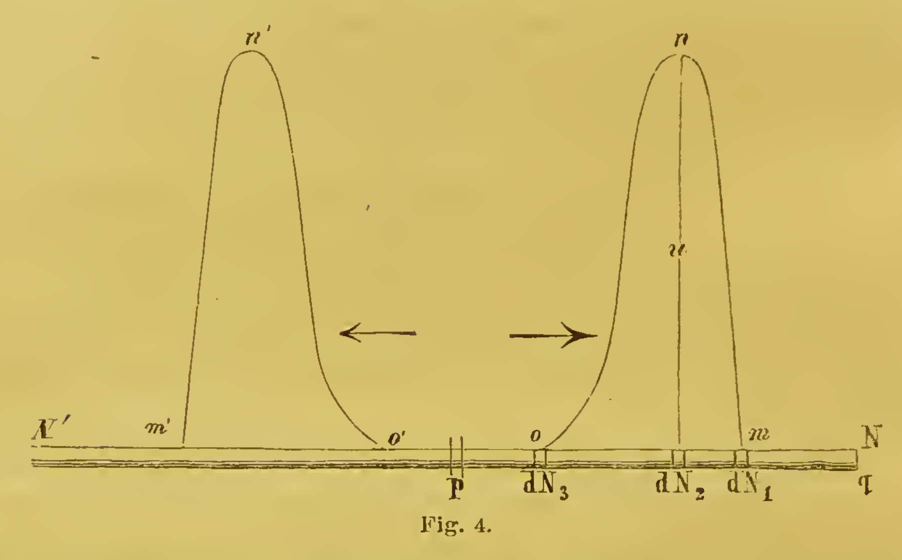


Fig. 4.

schnitt verschiebbar ist. Wird nun der Längsschnitt in m abgeleitet, so trete nach einer Reizung in p der Anfang der negativen Schwankung nach einer Zeit t ein, die gleich der Fortpflanzungszeit von p nach m sein wird. In diesem Moment beginnt dann in dem Nervenelement dN_1, welches von zwei sehr nahen Querschnitten begrenzt sei, der Vorgang der negativen Schwankung.

Hätten wir von einem Längsschnittpunkte abgeleitet, welcher näher an p liegt, so würden wir zu einer Zeit t entweder einen Theil der negativen Schwankung beobachten, oder wir würden zu dieser Zeit nichts mehr von ihr wahrnehmen, wenn sie bereits abgelaufen ist. Denken wir uns daher, der Punkt o sei derjenige, bei dessen Ableitung gerade das Ende der negativen Schwankung unter den angegebenen Bedingungen zur Zeit t erscheint, so wird offenbar der

Process der negativen Schwankung in dem zu *o* gehörigen Element dN_3 im Moment *t* vollendet sein.

Zu derselben Zeit also, in welcher das Element dN_1 dem Schwankungsvorgange anheimfällt, hat ein dem gereizten Punkte näher liegendes Element dN_3 diesen Vorgang schon beendigt. Zwischen diesen Elementen muss daher ein Element dN_2 liegen, in welchem zur Zeit *t* der Process der negativen Schwankung sein Maximum erreicht hat. Von diesem Element müssen wir unter den bekannten Bedingungen ableiten, wenn wir zur Zeit *t* den grössten Ausschlag beobachten wollen, den die negative Schwankung erzeugt. Die Strecke *m o* ist, wie man nun sieht, diejenige, welche zu einer bestimmten Zeit sich allein im Zustande der negativen Schwankung befindet, während alle übrigen Punkte der Nervenfaser in Ruhe sind. Die Stärke des beobachteten Schwankungsstromes ist aber für alle Elemente dieser Strecke nicht gleich gross, und wenn wir diese Stromstärke für jedes Element als Ordinate auf die Faser errichten, so erhalten wir eine Curve *m n o*, welche uns ein Bild des Vorganges in der Strecke *m o* liefert.

Die eben angestellte Betrachtung überzeugt uns davon, dass der Process der negativen Schwankung sich in der Nervenfaser in Form einer Welle ausbreitet, welche der Curve *m n o* entspricht. Denn da jedes Element diesen Process durchzumachen hat, so wird er in jedem von Null an wellenartig zum Maximum steigen und wieder auf Null zurücksinken.

Ich werde im Folgenden diese Welle mit dem Namen „Reizwelle" bezeichnen, weil derjenige Reiz, durch den die Nervenfaser im Centrum Empfindung, im Muskel Zuckung erzeugt, auf das Innigste mit dieser Welle verknüpft ist.

Aus den Ergebnissen unsrer Versuche lässt sich nun die Länge der Reizwelle ermitteln. Denn zur Zeit *t* nach der Reizung beginnt der Schwankungsvorgang im Element dN_1, er wächst bis zur Grösse *u* und sinkt dann wieder auf Null herab; dies dauert, wie wir wissen, eine Zeit ϑ, welche gleich der Dauer der negativen Schwankung ist. Zur Zeit $t + \vartheta$ befindet sich also das Element dN_1 in demselben Zustande, in welchem sich zur Zeit *t* das Element dN_3 befand. Das heisst, die Reizwelle *m n o* hat sich in der Zeit ϑ um ihre eigne Länge *m o* fortgepflanzt, oder was dasselbe ist, die negative Schwankung hat den Weg *m o* zurückgelegt. Berechnen wir nun diesen Weg, den die negative Schwankung in der Zeit ϑ macht, aus ihrer

Geschwindigkeit g, so ergibt sich die Wellenlänge $\lambda = g \cdot \vartheta = 18{,}76\,mm.$ als Mittelwerth.

Diese Berechnung ist unter der Voraussetzung angestellt, dass die negative Schwankung sich im Nerven mit gleichförmiger Geschwindigkeit fortpflanzt. Nach den Untersuchungen von H. Munk soll der Erregungsvorgang eine solche nicht besitzen, und es wäre daher noch zu untersuchen, ob die negative Schwankung auch ein ähnliches Verhalten zeigt. Indessen es lässt sich wohl annehmen, dass die Geschwindigkeit derselben innerhalb einer Reizwellenlänge annähernd dieselbe ist.

Unter dieser Voraussetzung besitzt die Reizwelle ganz dieselbe Gestalt als die im vorigen Paragraphen construirte Schwankungscurve (Fig. 3). Denn indem die Reizwelle über das Element dN_1 (Fig. 4) fortrückt, ändert sich die Curve des von dN_1 abgeleiteten Stromes ganz proportional den Ordinaten der Reizwelle, welche über dN_1 hinwandern. In Fig. 4 ist daher die Reizwelle so gezeichnet, dass sie von m aus steil bis n ansteigt und dann langsamer sich der Abscisse wieder anschliesst.

Aus den Untersuchungen von du Bois-Reymond ist es nun bekannt, dass die negative Schwankung sich in allen Nervenfasern nach beiden Richtungen hin fortpflanzen kann. Der bei p gereizte Nerv zeigt nicht nur bei N, sondern auch an seinem über p hinaus verlängerten Ende bei N' gleichzeitig dieselbe Erscheinung der negative Schwankung. Also wird zu derselben Zeit, in der die Reizwelle $m\ n\ o$ in der gezeichneten Lage sich befindet, auch eine zweite Reizwelle $m'\ n'\ o'$ in derselben Entfernung von p vorhanden sein.

§ 12. Schlussbemerkung.

Von der Beobachtung ausgehend haben wir die Reizwelle construirt aus der veränderten electromotorischen Beschaffenheit des Nerven, die wellenartig vorschreitet, und wir müssen uns nun fragen, in welcher Beziehung diese Reizwellen zu dem Vorgang der Erregung im Nerven stehen.

Da wir nachgewiesen haben, dass die Reizwelle mit derselben Geschwindigkeit sich fortpflanzt als die Erregung, so können wir die wohlberechtigte Annahme machen, dass die Reizwelle Nichts anderes ist, als das Bild des im Nerven ablaufenden Erregungsvorganges. Nun beobachten wir im Nerven während der Dauer der Erregung nicht die Spur einer mechanischen Veränderung. Auch keine

optische Aenderung ist uns bisher mit unsern jetzigen Hülfsmitteln während der Thätigkeit des Nerven erkennbar gewesen. Die einzige Aenderung, welche uns als das Zeichen der Erregung im Nerven gilt, ist die electromotorische Aenderung, die negative Schwankung, deren zeitlicher Verlauf von uns analysirt worden ist. Dieser Vorgang der negativen Schwankung im Nerven kann daher nichts Anderes sein, als eine molekulare Aenderung des Nervenfaserinhaltes. Wir wollen von diesem Process noch keine bestimmtere Vorstellung präcisiren, sondern ganz im Allgemeinen sie als einen Molekularprocess im Innern der Faser bezeichnen. So verschiedenartig auch die Form eines solchen Vorganges gedacht werden kann, so beruhen doch alle diese Vorgänge nach unsern jetzigen Vorstellungen auf Bewegungen der Moleküle. Wir müssen daher auch den Vorgang der Erregung in der Nervenfaser als eine Bewegung der Moleküle auffassen.

Alle Eigenschaften des Nerven, die wir kennen, seine electromotorischen Fähigkeiten und ihre Veränderungen durch den constanten und den erregenden intermittirenden Strom und andre Reize, seine Fähigkeit den Erregungsvorgang zu leiten, und ferner seine histologische Beschaffenheit, Alles das weist uns mit Nothwendigkeit auf die Annahme hin, dass im Innern der Nervenfaser eine eigenthümliche molekulare Anordnung besteht, durch welche alle Lebenseigenschaften des Nerven bedingt sind.

Die Bewegung der Moleküle in den Nervenfasern, welche bei der Erregung stattfindet, muss nun eine Veränderung des Zustandes in der Nervenfaser erzeugen, die wir mit Hülfe der negativen Schwankung erkennen. Die Reizwelle ist daher das Bild der im Innern der Faser stattfindenden Molekularbewegung. In Fig. 4 beginnt im Element dN_1 die molekulare Bewegung und der Zustand dieses Elementes fängt an sich zu verändern. Im Element dN_2 hat in Folge der molekularen Bewegung die Aenderung des Zustandes den höchsten Grad erreicht, und im Element dN_3 kehren die in Bewegung gesetzten Molekule wieder in die Ruhelage zurück, der Zustand daselbst ist wieder in den der Ruhe zurückgekehrt.

Wir wollen zunächst keine Hypothesen über die Art und Weise dieser molekularen Bewegung machen. Vielmehr müssen wir die weitere Betrachtung des Erregungsvorganges verschieben, bis wir dieselben auch im Muskel werden zergliedert haben. Wohl aber können wir schon die Ueberzeugung aussprechen, dass wir es hier

mit einer molekularen Bewegung zu thun haben, die in ihrem gesetzmässigen Ablauf den molekularen Bewegungen der Electricität, des Magnetismus, der Wärme nicht fern stehen kann. Diese Ueberzeugung schöpfen wir aus der Form dieses Vorganges im Nerven, die wir ermittelt haben, und aus der Art der Fortpflanzung. Wir haben gezeigt, dass die Erregung in Form einer Welle vorschreitet, ähnlich wie die Lichtwelle im Aether, wie die Schallwelle in der Luft oder wie ein Wellenberg in einem elastischen, mit Flüssigkeit gefüllten Schlauch. Wohl werden abweichende Bedingungen in den Nervenfasern vorhanden sein, welche nicht für alle andere Medien, in denen sich die physikalischen Bewegungen fortpflanzen, geltend sind. Aber indem wir uns zunächst an die beobachteten Thatsachen halten, wird es uns gestattet sein, die Reizwelle im Nerven als eine durch molekulare Schwingungen erzeugte innere Wellenbewegung zu betrachten.

Wir haben begreiflicherweise die mitgetheilten Versuche ausschliesslich an Froschnerven angestellt. Doch es dürfte nicht unmöglich sein, — und ist einer späteren Arbeit vorbehalten — dieselben Versuche auch an Nerven von Säugethieren zu wiederholen. Vorerst aber haben wir die volle Berechtigung, auch die Vorgänge in den Nerven der Säugethiere und des Menschen im Allgemeinen mit denen in den Froschnerven zu identificiren. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den menschlichen Nerven ist nach den Versuchen von Helmholtz und Baxt*) etwas grösser als in den Froschnerven. Dass hiermit die Dauer der negativen Schwankung und dem entsprechend die Länge der Reizwelle in den menschlichen Nerven sehr erheblich von der in den Froschnerven abweicht, ist desshalb nicht anzunehmen.

So sind wir denn vollständig berechtigt, den an Froschnerven ermittelten Erregungsvorgang auch auf die Thätigkeit unserer Nerven während des Lebens zu übertragen. In unsern Bewegungsnerven bewegen sich demnach vom Centrum zum Muskel Reizwellen, welche wahrscheinlich im Minimum eine Länge von 18 mm. haben, mit einer Geschwindigkeit von 30 bis 60 Meter in der Secunde. Selbst wenn wir willkührlich einen Muskel krampfhaft zusammenziehen, so befindet sich doch niemals die ganze Länge des Nerven im Zustande der negativen Schwankung. Denn wir wissen aus dem Muskelge-

*) Monatsber. der Berl. Akad. 29. April 1867 u. 31. März 1870.

räusch, dass den Nerv dem Muskel nicht mehr als 30 Reize in der Secunde zuleitet. Also sind die 30 Reizwellen, welche in der Secunde den Nerven durchlaufen, doch immer noch ½—1 Meter von einander entfernt.

In den Empfindungsnerven, welche von den Sinnesorganen aus Erregungen den Nervencentren zuleiten, muss der Vorgang derselbe sein. Hier wird die Reizwelle in den Endapparaten der Nerven erregt, und wir können uns sehr wohl vorstellen, dass die einzelnen einwirkenden Reize in den Nervenfasern durch Entstehung von Reizwellen beantwortet werden, welche nach demselben Gesetze wie in den motorischen Nerven sich in centripetaler Richtung fortpflanzen.

Versuchsreihe I.

Versuch 1.

$Sch_1 = 0,978.$
$Sch_2 = 0,944.$

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,944	0	21,5	+90	—4,5
0,950	0			
0,952	0			
0,954	0			
0,955	—0,5			
0,956	—1	21,5		
0,960	—2,5			
0,970	—3,5			
0,980	—3			
0,988	—1,5			
0,990	—1			
0,992	—1	20		
0,994	0			
0,993	—0,5			

Entfernung der gereizten Stelle vom abgeleiteten Querschnitt des Nerven: $pq = 29$ mm.

Stellung des Schiebers beim Beginn der negativen Schwankung: $Sa = 0,9545$.

Stellung des Schiebers beim Ende der negativen Schwankung $Se = 0,9935$.

Anzahl der Umläufe des Rades, die auf einem Umlauf des Fadens kommen: $U = 25,5$.

Die hieraus berechnete Dauer der negativen Schwankung: $\vartheta = 0,00067$ Secunden.

Versuch 2.

$Sch_1 = 0,988.$
Sch_2

Sch.	A.	UF.	Cp.
0,988	—6	20	+126
1,070	0		
1,002	0		
1,001	— min.		
0,988	– 6		
0,990	—3	20	+104
1,300	0		
1,400	0		
1,500	0		
1,600	0		
1,700	0		
0,990	—3		
1,800	0		
0,990	—2		
1,990	0		
0,990	—1,8	20	

Durchschneidung des Nerven zwischen p und lq.

Sch.	A.	UF.
0,990	0	
0,990	0	20

$pl = 16$ mm., $lq = 6$ mm.

Versuch 3.

*Sch*₁ = 0,973.
*Sch*₂ = 0,969.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,990	0		+42	—2,5
0,988	0	23,5		
0,986	—1			
0,984	—1,8			
0,982	—0,5			
0,980	— 0,75			
0,978	—0,75			
0,976	- 0,5			
0,074	0			
0,972	0			

pl = 18 mm., lq = 13 mm.
U = 25,4.

Die Zeit vom Moment der Reizung bis zum Beginn der negativen Schwankung: T = 0,00060″.

Die hieraus berechnete Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung:

g = 29,845 Meter in 1 Sec.
ϑ = 0,00080″.

Versuch 4.

Sch_1 = 0,972.
Sch_2 = 0,966.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,990	0	23,5	+50	—4
0,988	— min.?			
0,986	— min.?			
0,984	--0,5			
0,982	—0,75			
0,980	—1			
0,978	--2.2			
0,976	—2			
0,974	—1,2	23,5		
0,972	0			
0,970	0			

pl = 17 mm., U = 25,4,
lq = 5 mm.
T = 0,00070″.
g = 24,16 Meter.
ϑ = 0,00060″.

Versuch 5.

Sch_1 = 0,976.
Sch_2 = 0,943.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,943	0	22	+114	—3,5
0,956	—2,75			
0,954	—1,75			
0,952	0			
0,953	—0,5			
0,976	— 1,5			
0,986	—1,5	22		
0,990	—0,5			
0,992	— min.			
0,994	0			

pl = 20 mm., lq = 9 mm.
U = 25,5.
T = 0,0010′.
g = 19,684 M.
ϑ = 0,00069″.

Versuch 6.

Sch_1 = 0,976.
Sch_2 = 0,943.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,943	0	23	+112	—4
0,950	—2,5			
0,948	—2			
0,946	—1			
0,944	0	23		
0,976	—3,5			
0,980	—2			
0,982	—1,5			
0,984	—0,5			
0,986	0			
0,984	—0,5	23		

pl = 5 mm., lq = 7 mm., U = 25,5.
T = 0,00020″.
g = 24,43 Meter.
ϑ = 0,00072″.

Versuch 7.

Sch_1 = 0,973.
Sch_2 = 0,970.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,980	0		+38,5	—2,5
0,982	0			

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,984	0			
0,986	– 0.5	23,5		
0,988	–0.8			
0,990	–0,5(?)			
0,992	– 0,8			
0,994	– 0,75			
0,996	– 0,8	Störung		
0,998	–0,5?	im Ro-		
1,000	– 0,5	tations-		
1,002	?	apparat.		
1,004	0			

pl = 38 mm., lq = 4 mm., U = 25,5.
g = 25,30 M.

Versuch 8.

Sch_1 = 0,9700
Sch_2 = 0,9655

Sch.	A.	UF.
0.984	0	23
0,986	0	
0,988	–0,5	
0 990	–0,3	
0,992	–0,3	
0,994	–0,2	
0,996	— min.	
0.998	0	
1,000	0	
1,002	0	
Polwechsel.		
1,002	0	23,5
1.000	0	
0,998	0	
0.996	0	
0,994	— min.	
0.992	— min.	
0.990	– 0,25	
0,988	–0,5	23
0,986	0	

pl = 38 mm., lq = 4 mm.
U = 25,5
g = 17,28 M.
ϑ = 0,00056″.

Versuch 9.

Sch_1 = 0,974.
Sch_2 = 0,968.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,968	0		+52	–2
0,970	0		+46	
0,970	0			
0,972	0	23		
0,974	0			
0,976	–1			
0,978	–1,5	22,5		

pl = 20 mm. U = 25,4
lq = 8 mm.
g = 27,214 M.

Versuch 10.

Sch_1 = 0,9585.
Sch_2 = 0,9260.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,928	0		–110	–3,7
0,930	0			
0,932	0			
0,934	0			
0,936	0	20		
0,938	–1			
0,940	–2			
0,942	–1,8			
0,944	–2,7			
0,926	0			
0,950	–2,5			
0,968	–1			
0,972	0			

pl = 21 mm. U = 26.
lq = 6 mm.
g = 16,545 M.
ϑ = 0,00028″?

Versuch 11.

Sch_1 = 0,9583.
Sch_2 = 0,9260.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,926	0		+62	–4
0,928	0			
0,930	0			
0,932	0			

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,934	0			
0,936	0			
0,938	0			
0,940	0			
0,942	—1,8			

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,944	—1	22		
0,966				

$U = 26$.
$pl = 30$ mm. $lq = 7$ mm.
$g = 21,19$ M.

Versuchsreihe II.

Unter e findet die Reizung an der entfernteren, unter n die Reizung an der näheren Stelle statt.

In allen Versuchen ist $Sch_1 - Sch_2 = 0,03$.

Versuch 12.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
		e		
0,943	0	21	+50	—4
0,950	0			
0,960	—0,5			
0,958	0			
0,962	—1			
0.964	—2	21		
0,970	—2			
		n		
0,964	—2	21,5		—4
0,942	0			
0,944	—2			
0.943	—1,5			
0,942	0	21,5		
		e		
0,964	—1			
0,962	—0,5			
0,960	—0,3	21,5		
0,958	0			

$U = 25,5$.

Die Entfernung der gereizten Stellen von einander $pp' = 30$ mm.

$g = 17,132$ M.

Versuch 13.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
		e		
0,938	0		+41	—6
0,950	0			
0.952	0			
0,970	2			
0,968	—5			
0,964	—2			
0,962	—2			
0,960	—1.5			
0,958	—1,5			
0,956	—1,5			
0,952	— min.			
0,954	—1,5			
0,952	— min.	22,5		
0.951	?			
0 950	0			
		n		
0,950	—3	22,5		
0,938	?			
0.940	—2			
0,939	?			
0,938	0	22,5		

$pp' = 33$ mm.
$pl = 8$ mm. $U = 25,5$.
$lq = 6$ mm.
$g = 24,274$ M.

Versuch 14.

Sch.	A.	UF.
		e
0 950	0	
0,951	0	
0,952	—0.25	23,5
0,953	—0,75	
0,952	—0.3	
0,951	0	

Sch.	A.	UF.
		n
0,938	0	
0,940	−0,5	23,5
0,041	−0,5	
0,944	−1	

$pl = 8$ mm., $lq = 5$ mm., $pp' = 36$ mm.
$U = 25{,}5$.
$g = 28{,}535$ M.

Versuch 15.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
		e		
0,956	−1,5		+34	−4
0,954	−1,5			
0,952	−0,5			
0,951	0			
		n		
0,951	−1,5			
0,940	0			
0,942	−1			

$pp' = 36$ mm., $pl = 8$ mm, $lq = 8$ mm.
$U = 25{,}5$.
$g = 31{,}99$ M.

Versuch 16.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
		e		
0,930	0	23	+35	−2
0,940	0			
0,950	−2			
0,944	0			
0,946	−1			
0,944	− min.	23		
		n		
0,940	−2		+20	−2
0,930	0			
0,934	−0,5			
0,933	− min.	23		

$U = 25{,}5$.
$pp' = 34{,}5$ mm., $pl = 7$ mm,
$lq = 4$ mm.
$g = 28{,}103$ M.

Versuch 17.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
		e		
0,936	0	23	+40	−4
0,950	−1			
0,952	−2			
0,948	−0			
0,949	− min.	23		
		n		
0,936	0	23		
0,938	−2			
0,937	−0,5			
0,936	0	23		

$U = 25{,}5$.
$pp' = 34$ mm., $pl = 6$ mm.,
$lq = 7$ mm.
$g = 26{,}588$ M.

Versuch 18.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
		e		
0,950	−1	24	+69	−5,5
0,948	0			
0,949	0 −min ?			
0,952	−1,5	24		
		n		
0,940	−1		+40	−5,5
0,938	0			
0,939	0			
0,940	−1			
0,942	−5 5	24		

$pp' = 32$ mm., $pl = 5$ mm.,
$lq = 5$ mm.
$g = 32{,}105$ M.

Versuch 19.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
		e		
0.960	−2.5		+43	−3
0,950	0			
0,952	?			
0,952	− min.	23,5		
0.954	−0,5			
0,956	−1			
0,956	−1			

Sch	A.	UF. n	Cp.	NS.
0,944	—3		+17	
0,940	0			
0,942	—3			
0,941	—1	24—23,5		

$U = 25,4$.
$pp' = 35,5$ mm., $pl = 6$ mm.,
$lq = 8$ mm.
$g = 29,430$ M.

Versuchsreihe III.

Versuch 20.

$Sch_1 = 0,982$.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,982	+2,5	15,5	+32	—6
0,984	- 2,5			
0,998	0			
0,996	0			
0,994	0			
0,992	0			
0,990	0			
0,988	—1			
0,990	0	16		
0,989	0			
0,984	+2		+6	

$U = 25$. $pl = 8$ mm., $lq = 6$ mm.
$\vartheta = 0,00057''$.

Versuch 22.

$Sch_1 = 0,992$.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,992	—3	21,5	+80	- 5,8
1,000	- 4			
. . . .	Störung	. !		
0,992	—2	22	+50	
0,994	—2,5			
0,996	- 2,5			
0,998	—3			
1 000	—2			
1,002	—1	22		
1,004	— min.			
1,006	0	22		
1,004	— min.			
1,008	0			
0,998	2,25	22.3	+46	

$pq = 25$ mm., $lq = 6$ mm. $U = 25$.
$\vartheta = 0,00063''$.

Versuch 23.

$Sch_1 = 0.988$.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0 988	—3	22	+126	—4
0,990	—1			
0,992	—3.5			
0,994	- 3			
0,996	—3,5			
0,998	—3,5			
1,000	- 3,5			
1,002	—2			
1,004	0			
1,006	0			
1,003	0,5	22		
1,004	0 (— min.)			
1,002	- 2			
1,000	- 2			
1.996	- 3	22	+46	

$pl = 25$ mm., $lq = 7$ mm. $U = 25$.
$\vartheta = 0,00079''$.

Versuch 24.

$Sch_1 = 0,989$.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,989	- 1,25	22,5	+82	- 3,5
0,992	—3,5			
0,994	- 2,25			
0,996	—2,5			
0,998	—2,5			
1,000	—1,2			
1.002	- 0 5			
1,003	—0,2			
1,004	— min.?			
1.006	0			
1,004	0			
1,002	—0,5			
0,992	—2		+37	

$U = 25,5$. $pl = 20$ mm., $lq = 7$ mm.
$\vartheta = 0,00080''$.

Versuchsreihe IV.

An. bedeutet die Ablenkung, welche der ruhende, kurzdauernd geschlossene Nervenstrom giebt.

As. bedeutet die Ablenkung, welche während der negativen Schwankung ohne Compensation eintritt.

Versuch 27.

*Sch*₁ = 0,974.
*Sch*₂ = 0,971.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,980	0	23,5	+66	8,5
0,982	-2			
0,984	—1,2			
0,981	—2			

Sch.	An.	As.
0,9815	+1	0
	+1,2	+0,10

lq = 10 mm.
pl = 8 mm.

Versuch 29.

Sch_1 = 0,968.
Sch_2 = 0,965.

Sch.	A.	UF.	Cp.
0,982	0	23,5	—
0,980	—1		
0,978	—1,75		
0,976	—1,75		
0,974	-2,2		
0,972	—1,5		

Sch.	An.	As.
0,974	+0,5	—2
	+0,5	—2

Nerv zwischen *p* und *l* durchschnitten.

	+0,5	+0,5

Versuch 31.

Sch_1 = 0,974.
Sch_2 = 0,970.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,980	0		+28	—3
0,982	0			
0,984	—0,75			
0,986	—1,5			
0,988	—1,75	22,5		
0,990	—1,5			
0,992	—0,5			

Sch.	An.	As.
0,988	+0,2	—1
	+0,2	—0,75

Polwechsel.

	0,25	—0,75

lq = 6 mm.
pl = 33 mm.

Versuch 33.

Sch_1 = 0,974.
Sch_2 = 0,970.

Sch.	A.	UF.	Cp.	NS.
0,980	0	23	+47	-3,5
0,982	0			
0,984	0			
0,986	—1			
0,988	—1,5			
0,990	—1			

Sch.	An.	As.
0,988	+0,5	—0,5
0,988	+1	—0,75

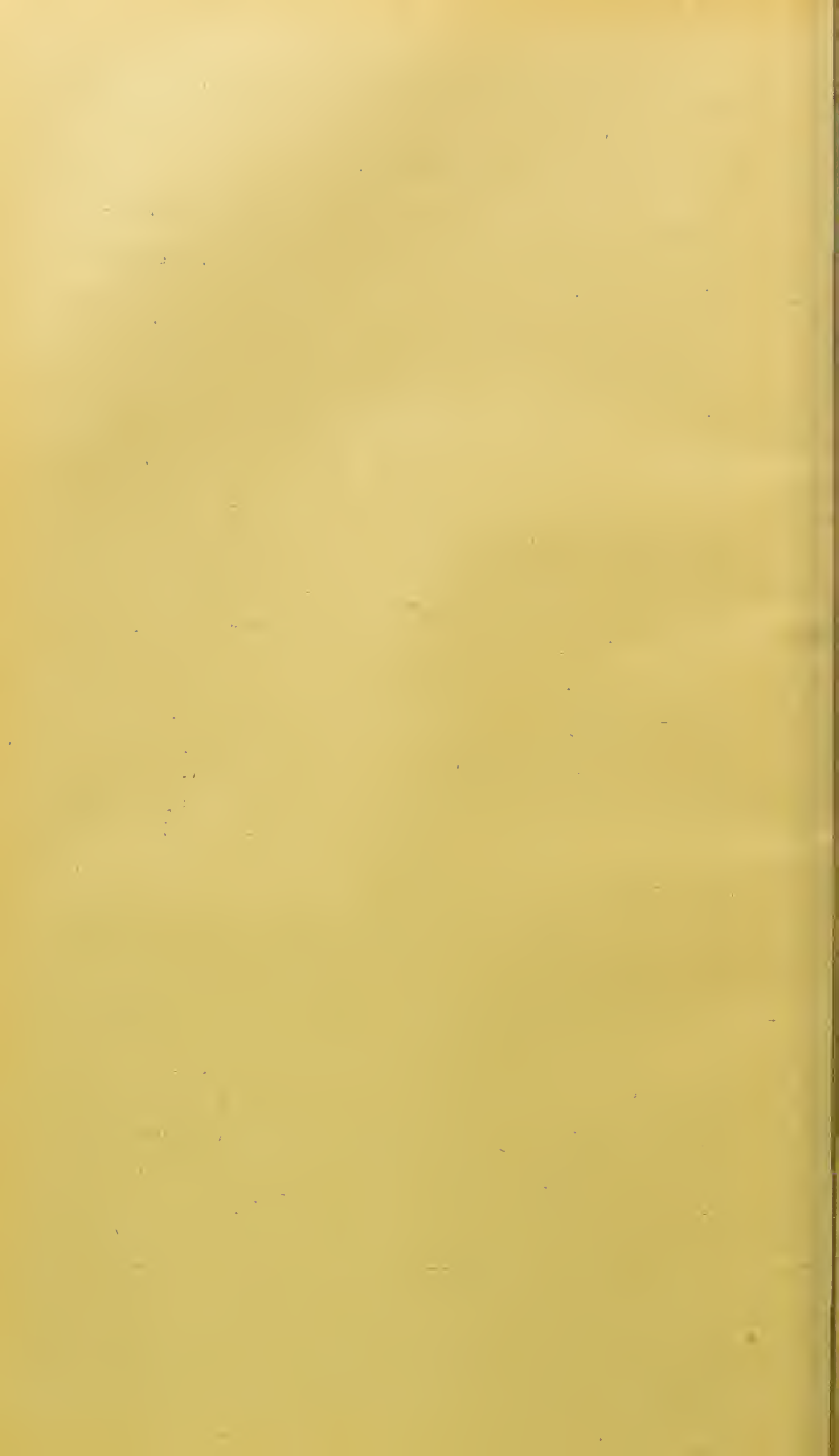
Polwechsel.

	+0,5	—0,5

Durchschneid. d. Nerven zwischen *p* u. *l*.

	+0,5	+0,5

pl = 27—30 mm.
lq = 8 mm.



Abschnitt II.

Ueber den zeitlichen Verlauf der Erregungsvorgänge im Muskel.



1.

Ueber den zeitlichen Verlauf der negativen Schwankung des Muskelstroms.

§ 1. Einleitung.

Jeder noch mit Lebenseigenschaften begabte Muskel, von dem man unter geeigneten Bedingungen einen Strom ableiten kann, lässt erkennen, dass während des Zustandes der Contraction eine Abnahme des Stromes eintritt. Diese Erscheinung ist von ihrem Entdecker, E. du Bois-Reymond, als negative Schwankung des Muskelstroms bezeichnet und zugleich noch des Genaueren zergliedert worden. Sie besteht nämlich darin, dass der Muskelstrom zwischen seiner constanten Höhe und einer kleineren Höhe auf- und abschwankt, doch so schnell, dass die Galvanometernadel diesen Schwankungen nicht folgen kann. Dagegen zeigt uns der Nerv eines stromprüfenden Froschschenkels dieselben sehr deutlich durch das Eintreten des secundären Tetanus an.

In Folgendem werden wir nun den Verlauf der negativen Schwankung am Muskel nach derselben Methode untersuchen, nach der wir den Verlauf dieser Erscheinung am Nerven im vorigen Abschnitt verfolgt haben. Auf diese Weise gelingt es, den Beginn der Schwankung ihr Anwachsen und Wiederverschwinden nach jeder stattgefundenen Reizung zu ermitteln. Ausserdem kann man ihre Dauer und die Geschwindigkeit, mit der sie von der gereizten Stelle aus in der Muskelfaser vorschreitet, auf diesem Wege bestimmen.

E. du Bois-Reymond hatte bereits gefunden, dass die negative Schwankung nach stattgefundenem Reize sehr schnell eintritt*). Ferner hat v. Bezold**) beobachtet, dass die negative Schwankung in einem M. Gastrocnem. des Frosches früher beginnt, als derselbe

*) Untersuchungen, Bd. II, p. 120; s. dieses Buch p. 7.

**) Monatsber. d. Berl. Akad. 1861, p. 1023.

anfängt sich zusammenzuziehen. v. Bezold hing zwei Muskeln, die mit ihren Nerven präparirt waren, vor dem Cylinder des Myographions nebeneinander auf. Der Nerv des ersten Muskels wurde direct durch einen Inductionsschlag gereizt, der Nerv des zweiten Muskels aber war dem ersten Muskel so angelegt, dass er durch dessen negative Schwankung gereizt wurde, und so in seinem Muskel secundäre Zuckung hervorrief. Es zeichneten also die Muskeln auf dem rotirenden Cylinder zwei hintereinanderliegende Zuckungscurven, und aus dem Zeitintervall dieser Curven ging hervor, dass der auf den zweiten Nerven einwirkende Reiz zu einer Zeit stattfand, in welcher der erste Muskel noch im Zustand der latenten Reizung verharrte.

Nachdem Meissner und Cohn*) gesehen hatten, dass man von einem Gastrocnem. während einer einzelnen Contraction auch eine Veränderung des Stromes in positivem statt in negativem Sinne erhalten kann, untersuchte Holmgren**) die Aenderung des Stromes in einzelnen Zeitabschnitten der Contraction. Er fand, dass im Stadium der latenten Reizung der Ausschlag immer negativ war. Die währeud der Contraction eintretenden Ausschläge konnten positiv sein, doch sind sie offenbar durch die complicirten Verhältnisse im Bau des Muskels beeinflusst und kommen hier desshalb nicht näher in Betracht.

Ferner ist an diesem Orte zu erwähnen, dass Czermak die electromotorischen Veränderungen, die bei der sogenannten idiomuskulären Contraction im Muskel auftreten, untersucht hat, und gefunden, dass der dabei entstehende Wulst im Muskel negative Spannung gegen die ruhende Muskelsubstanz besitzt. Diese electromotorische Veränderung wandert zugleich mit dem Fortschreiten des Wulstes. Doch müssen wir die ganze Erscheinung als eine abnorme Contraction auffassen, die für den normalen Zustand nicht massgebend sein kann.

§ 2. Einrichtung der Versuche.

Der Apparat, mit dem die folgenden Versuche angestellt sind, ist das Differential-Rheotom, dessen wir uns bedient haben, um die negative Schwankung des Nervenstroms zu untersuchen. Zum besseren Verständniss des Folgenden haben wir uns nur vorzustellen,

*) Zeitschr. für rationelle Medic. 1862, p. 27.

**) Medic. Centralbl. 1864, p. 291.

dass in der schematischen Abbildung Fig. 2 statt des Nerven NN ein Muskel zwischen die Electroden gelagert ist.

In dem hier zunächst betrachteten Falle wird von einem regelmässig gebauten Muskel ein Strom vom Längsschnitt l und vom künstlichen Querschnitte q abgeleitet. RR ist ein Rheochord, mit Hülfe dessen man den Muskelstrom compensiren kann. Es bestand in diesen Versuchen aus einem Eisendraht von $^3/_4$ mm. Durchmesser und $1^1/_2$ m. Länge. In den meisten Fällen reichte ein Daniell D aus, um den Muskelstrom zu compensiren.

War der Schlüssel S_1 geschlossen, so ging der Muskelstrom den Weg $l S_1$ zum Stromwender w, durch den man den Compensationsstrom umkehren konnte, dann nach $R o w$ und nach q zum Muskel zurück. Wurde S_1 geöffnet, so ging der Strom von S_1 nach s zum Quecksilbergefäss q_2. Sobald die beiden leitend verbundenen Spitzen p_1 und p_2 die Oberfläche des Quecksilbers in q_1 und q_2 streiften, ging der Strom, wie man sieht, durch das Galvanometer G.

Die Berührung zwischen p und d giebt wiederum den Moment des Reizes. Beliebige Zeit nach demselben kann der kurzdauernde Schluss des Galvanometerkreises in q_1 q_2 stattfinden, indem man die Vorrichtung d auf der Scheibe A verschiebt. So untersucht man also die Aenderungen im Zustande des Muskelstroms nach jeder Reizung.

Die Erregung des Muskels ist von einer ihm eigenthümlichen Erscheinung, der Contraction, begleitet, welche der erregte Nerv nicht besitzt. Dies ist ein neuer Umstand, der bei der Untersuchung der electrischen Veränderungen der erregten Muskelfaser hinzukommt, und der nicht allein die Bedingungen des Versuches etwas ändert, sondern auch die Beurtheilung der Erscheinungen beeinflussen muss.

Da die Umdrehungsgeschwindigkeit des Rades in den folgenden Versuchen der Leistungsfähigkeit des Apparates gemäss so normirt ist, dass 8—10 Umdrehungen auf eine Secunde kommen, so wirken in dieser Zeit dieselbe Zahl Reize auf den Muskel ein. Diese Zahl bewirkt noch nicht einen ganz gleichmässigen Tetanus, aber die Schwankungen im Contractionszustande sind doch, wie der Augenschein zeigt, sehr gering und manchmal kaum wahrzunehmen.

Die nächstliegende Schwierigkeit ist nun die, auf welche Weise man es erreicht, dass während des Versuches die ableitenden Electroden sich nicht durch die Zusammenziehungen des Muskels verschieben. Am besten diente mir hierzu folgende Einrichtung. Auf

dem mit einem Glaskasten zu bedeckenden Brett, auf dem die ableitenden unpolarisirbaren Electroden standen, wurden zwei Korke in kleiner Entfernung von einander stehend aufgekittet. Der eine trug die zwei einige Millimeter abstehenden Electroden *r r*, die zur Reizung dienten. Die Muskeln wurden mit Sehne und Knochenstück herauspräparirt. Der Muskel wurde an einem Ende über die Electroden gelegt und das Knochenstück durch eine starke Nadel auf dem Kork festgesteckt. Das andere Ende des Muskels lag auf dem zweiten Korke. Sollte hier von einem künstlichen Querschnitt abgeleitet werden, so wurde eine Nadel durch den Muskel in einiger Entfernung vom Querschnitt in den Kork eingesenkt und der Muskel dadurch gleichzeitig in mässiger Spannung erhalten. Sollte dagegen von zwei Punkten des Längsschnitts abgeleitet werden, so blieb der Muskel meist unverletzt, und beide Knochenenden wurden auf den Korken unter mässiger Spannung des Muskels befestigt. Die Ableitungsvorrichtungen waren natürlich wie früher die von du Bois-Reymond angegebenen. Die Thonspitzen derselben konnten nun auf den so befestigten Muskel aufgesetzt werden, ohne dass eine merkliche Verschiebung der Berührungsstelle bei der Contraction eintrat. Auch der künstliche Querschnitt entfernte sich nicht von der angelegten Electrode, da das zwischen dieser und der eingesenkten Nadel befindliche Muskelstück so wenig gespannt war, dass die Verkürzung kein Abheben bewirkte, indem die Fasern daselbst sich bei der Contraction nur streckten, bei der Erschlaffung sich geschlängelt lagerten.

§ 3. Vorbemerkung.

Die ersten Versuche, welche ich auf die angegebene Art mit Hülfe des Rheotoms anstellte, betrafen den M. gastrocnemius, nur war der Unterschied der, dass der Muskel nicht direct, sondern von seinem Nerven aus gereizt wurde. Die Schwankungen des Muskelstromes waren zum Theil rein negativ, zum Theil traten ausser den negativen auch positive Ausschläge ein. Da ich nun bald einsah, dass an diesem Muskel seines complicirten Baues wegen die Schwankungscurve eine nicht einfache Gestalt haben konnte, so liess ich diese Versuche zunächst liegen, und wandte mich zu der Untersuchung regelmässig gefaserter Muskeln, welche auf die oben beschriebene Art direct gereizt wurden. Später hat Hr. Dr. S. Mayer auf meine Aufforderung hin sich der Mühe unterzogen, mit meinem Apparat eine Versuchsreihe über die Schwankungscurve des Gastrocn.

anzustellen, deren Resultat in Reich.-du Bois Arch. 1868 veröffentlicht ist.

Zu den folgenden Versuchen benutzte ich den M. sartorius oder Adductor magnus des Frosches, von denen der erstere wegen seiner Länge, der letztere wegen seiner regelmässigen Faserung besonders geeignet erscheint. Die direct gereizte Stelle lag bei beiden Muskeln immer in der Nähe des unteren Sehnenendes, da von hier aus eine Reizung des in den Muskel eintretenden Nervenstammes nicht zu befürchten war. Ausserdem waren die Thiere mit Curare vergiftet.

Ich bediente mich zur Strombeobachtung der Meyerstein'schen Spiegel-Bussole mit den schon angegebenen Abänderungen. Ein astatisches Magnetpaar war an einem sehr langen Faden hängend eingesetzt, so dass der ruhende Muskelstrom vom Längsschnitt zum Querschnitt die Scala weit aus dem Gesichtsfelde schleuderte. Das Verfahren bei Anstellung der Versuche war im Wesentlichen dasselbe wie in den Versuchen am Nerven. In der Versuchsreihe I, S. 63, wurde vom Längsschnitt und künstlichen Querschnitt abgeleitet. Es war hier unnöthig und wäre auch unbequem gewesen, durch Einsetzen eines Kupferbügels in die Quecksilbernäpfchen $s\ s$ den Strom vor dem Versuche dauernd zu schliessen, wie dies in den Nervenversuchen geschah, um vorher vollständig zu compensiren Es wurde daher nach Einführung des Muskels in die angegebenen Leitungen der Apparat in Rotation versetzt und der Schlüssel S_1 geöffnet, wodurch ein bedeutender, aber innerhalb der Scala bleibender Ausschlag entstand. Nachdem dieser Strom, welcher aus den kurzdauernden Stromstössen, die durch die aufeinanderfolgenden Schliessungen in $q_1\ q_2$ entstanden, resultirte, durch das Rheochord compensirt war, konnte der eigentliche Versuch beginnen.

Das Verfahren beim Versuch ist im Allgemeinen dasselbe, wie in den Versuchen am Nerven. Am zweckmässigsten ist es, in den ersten Versuchen zu Anfang den Schieber des Apparates, auf welchem der Draht d angebracht ist, so einzustellen, wie es die schematische Abbildung zeigt. Dann fällt der Moment der Reizung mit der Oeffnung des Muskelstromes zusammen. Nun rückt man mit dem Schieber weiter, in der Abbildung nach rechts hin, so dass die Zeit zwischen dem erregenden Strom und der Oeffnung in $q_1\ q_2$ allmählig grösser wird. Bei jeder Stellung öffnet man den Schlüssel S_2 und beobachtet, welche Veränderung in Folge der Reizung am

Muskelstrome eintritt. Der Schlüssel S_2 bleibt so lange offen, bis das Maximum der Ablenkung eingetreten ist.

Hat man bereits mehrere Versuche angestellt, so ist es auch zweckmässig, die Verschiebung von d in umgekehrter Richtung stattfinden zu lassen oder den Schieber dort hinzustellen, wo man der Zeit nach eine Erscheinung erwartet.

A. Ableitung von Längsschnitt und künstlichem Querschnitt.

§ 4. Gestalt der Schwankungscurve.

In der Versuchsreihe I sind die Ergebnisse enthalten, die sich herausstellen, wenn man vom Längsschnitt und künstlichen Querschnitt des Muskels ableitet.

Man beobachtet in fast allen Versuchen, dass auch bei der Anfangsstellung des Schiebers, bei der wie in der Abbildung der Muskelstrom in dem Moment der Reizung geöffnet wird, meist ein Ausschlag in negativem Sinne erfolgt. Dieser Ausschlag ist manchmal ziemlich gross, aber er erfolgt immer in sehr charakteristischer Weise. Die Ablenkung tritt nämlich nie plötzlich ein, sondern die Scala rückt langsam immer weiter, so lange man offen hält. Geht man mit dem Schieber weiter, so wird diese Ablenkung meist kleiner und noch langsamer. Endlich kommt ein Punkt, bei dem die Ablenkung wieder zunimmt, nun aber plötzlich gleich mit dem Maximum der Geschwindigkeit eintritt. Beim Weiterrücken des Schiebers nimmt nun diese stets in negativem Sinne ausfallende Ablenkung schnell zu, erreicht ihr Maximum und sinkt wieder, um in vielen Fällen auf einer constanten, meist niedrigen Höhe zu bleiben.

Die Erscheinungsweise der negativen Schwankung am Muskel unterscheidet sich also etwas von der am Nerven. An letzterem erschien die Ablenkung in negativem Sinne erst zu einer bestimmten Zeit nach stattgehabter Reizung, um dann nach kurzer Dauer wieder zu verschwinden. Am Muskel sehen wir meist während der ganzen Dauer der intermittirend wirkenden Reize eine negative Ablenkung eintreten, von der sich aber die eigentliche negative Schwankung auf das Deutlichste abhebt.

Diese während der ganzen Dauer der Reizung eintretende Ablenkung ist nichts Anderes, als die von du Bois-Reymond beobachtete Schwächung des Muskelstroms, die mit der Thätigkeit des Muskels verbunden ist. Dafür spricht die langsame Entstehung dieser Ablenkung während der Reizung, so dass man den Schlüssel S_2 immer sehr lange offen halten muss, bis dieselbe ihr Ende erreicht hat. Die Schwächung des Muskelstroms nimmt aber nur allmählig zu, je länger die Reizung dauert, und meistens bleibt sie nach der Reizung bestehen. In den meisten Fällen ist daher diese hieraus entstehende Ablenkung bei der ersten Reizung am grössten. Nachher fällt sie weit schwächer aus, da die Herabsetzung des Muskelstroms nach der ersten Reizung bestehen bleibt, und die neue Reizung nicht mehr so stark in demselben Sinne wirkt.

Am Ende einiger Versuche fehlt sie daher oft ganz, und ebenso ist sie nicht vorhanden, wenn die Muskeln durch andere Umstände nur wenig erregbar sind und auch nur schwache negative Schwankungen zeigen.

Ganz unabhängig von dieser dauernden Veränderung des Muskelstroms während der Reizung ist die eigentliche, der Zeit nach hinter jedem Reize schnell ablaufende negative Schwankung. Ihr Anfang ist immer in den Punkt zu verlegen, in welchem beim Vorrücken des Schiebers vom Anfangspunkte aus die Ablenkungen plötzlich grösser werden. Weiterhin nehmen die Ablenkungen an Grösse zu und dann wieder ab, bis sie auf einer constanten Höhe bleiben, welche der dauernden Verminderung des Muskelstroms zuzuschreiben ist. In diesen Punkt, von dem an die Ablenkungen nicht mehr wesentlich abnehmen, ist daher das Ende der negativen Schwankung zu verlegen.

Aus den Versuchen ersieht man, dass die Dauer der negativen Schwankung des Muskelstroms sehr viel grösser ist als die des Nervenstroms. Ebenso sind die Ablenkungen, die man beobachtet, bei weitem beträchtlicher, was aber nicht der grösseren electromotorischen Kraft, sondern dem geringeren Widerstande zuzuschreiben ist. Es war auch nicht nöthig, die Schliessungszeit τ in q_1 q_2 sehr klein zu wählen, um den Verlauf der Schwankung zu untersuchen, da die Dauer derselben einem ziemlich grossen Bogen der Theilung des Apparates entsprach.

Man bemerkt an den Zahlen der Versuchsreihe I, dass die Schwankung ziemlich schnell zu einem Maximum ansteigt und dann langsamer wieder abnimmt, um sich allmählig einer bestimmten Strom-

höhe anzuschliessen. Der Verlauf ist also im Allgemeinen dem der negativen Schwankung des Nervenstroms ähnlich. Fig. 5 giebt ein Bild dieses Verlaufes. Auf der Abscisse der Zeit *t t* ist die Höhe des Muskelstroms *h* aufgetragen. Wenn im Zeitmoment *t* der Muskel gereizt wird, so erscheint an der abgeleiteten Stelle nach einer kurzen Zeit die negative Schwankung in Form der Curve *m n o*. Die Linie *a a* bedeutet die dauernde Abnahme des Muskelstroms, die sich bei der Reizung einstellt. Diese Figur stellt nicht das langsame Schwächerwerden des Muskelstroms dar, sondern setzt einen stationär gewordenen Zustand dieses Stromes voraus, der erst nach längerer Reizung annähernd eintritt. Du Bois-Reymond hat dieses Verhältniss der Schwankungscurve zum Sinken des Stromes dadurch deutlich gemacht, dass er die einander folgenden Curven nicht wieder zu der Höhe ansteigen liess, von der sie ausgingen. Also nur die erste Schwankungscurve von denen, die sich während der Dauer der

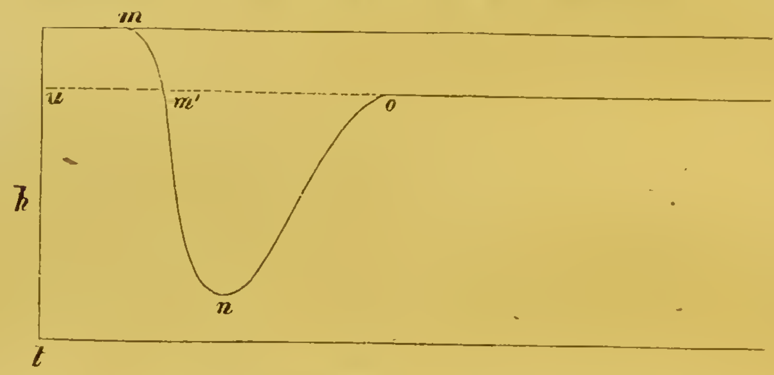


Fig. 5.

Reizung folgen, geht vom Punkte *m* aus und erst die letzte von denen, die wir betrachten, endet im Punkte *o*, während ihr Anfang dem Punkte *m′* entspricht. Zwischen der ursprünglichen Höhe des Muskelstroms und der Linie *a o* liegen demnach die Anfänge und Enden der zwischenliegenden Schwankungscurven.

Auf die oben angegebene Weise lassen sich nun aus den gemachten Beobachtungen die Zeiten berechnen, welche dem Ablauf der Schwankungscurve entsprechen. Es kommt dabei hauptsächlich darauf an, die Zeit des Anfanges und des Endes der Schwankung festzustellen. Der erste Punkt lässt sich am sichersten bestimmen, wenn man von der Anfangsstellung ausgehend den Schieber allmählig vorwärts schiebt. Sobald die eintretenden Ausschläge zu wachsen anfangen, so hat man den Anfang der Schwankung erreicht.

Das Sinken der Erregbarkeit des Muskels, das bei der wiederholten Reizung unvermeidlich ist, namentlich wenn ein künstlicher

Querschnitt angelegt ist, tritt bei diesen Versuchen sehr störend in den Weg. Der Muskel verhält sich in dieser Beziehung bei Weitem empfindlicher als der Nerv. Es ist kaum möglich, bei ein und derselben Stellung des Schiebers zweimal hintereinander von derselben Stelle der Schwankungscurve den gleichen Ausschlag zu erhalten, was beim Nerven meist gelingt. Diesen Umstand muss man erwägen, wenn man die Resultate der Versuche richtig beurtheilen will.

Im Allgemeinen wird also aus dem eben angeführten Grunde ein später folgender Ausschlag verhältnissmässig zu klein ausfallen gegen den vorangegangenen. Daher markirt sich der Anfang der negativen Schwankung am Deutlichsten, wenn man von der Anfangsstellung des Schiebers ausgeht. Meist sieht man die dem Sinken des Muskelstroms entsprechende Ablenkung beim Vorrücken des Schiebers kleiner werden, zuweilen verschwindet sie ganz, und plötzlich tritt dann der dem Anfang der Schwankung angehörige Ausschlag hervor.

Das Ende der negativen Schwankung ist ein weit weniger markirter Punkt als der Anfang. Am besten bestimmt man ihn, indem man zuerst der Erfahrung gemäss den Schieber über diesen Punkt hinausstellt, und dann allmählig zur Anfangsstellung zurückschiebt. Sobald die Ausschläge anfangen zu wachsen, so ist man sicher, das Ende der Schwankung erreicht zu haben.

Auch um die Gestalt der Schwankungscurve richtig zu beurtheilen, muss man das eben Gesagte berücksichtigen. Die Abnahme der Erregbarkeit des Muskels, seine Ermüdung, die wir am Schwächerwerden seiner Contractionen erkennen, findet ein getreues Abbild in den Ausschlägen der negativen Schwankung am Galvanometer. Man muss daher bedenken, dass in einem Versuche die Erregbarkeit des Muskels von Beobachtung zu Beobachtung sinkt. Um also die richtige Gestalt der Schwankuugscurve zu ermitteln, wie sie beschaffen sein würde, wenn der Muskel die während der ersten Beobachtung bestehende Erregbarkeit in dem ganzen Versuch beibehielte, müsste man in jeder folgenden Beobachtung zu dem Ausschlage eine Grösse hinzu addiren, die mit der Nummer der Beobachtung in irgend einer Weise zunimmt. Daher sind die Versuche, in denen die Beobachtung von der Anfangsstellung ausging, nicht beweisend dafür, dass die negative Schwankung schneller steigt als wieder zurücksinkt. Aber man findet auch einige Versuche, in denen die Beobachtung in umgekehrter Reihenfolge vor sich ging, wo der Schieber des Appa-

rates von einer Stellung, die über das Ende der Schwankung hinaus lag, zur Anfangsstellung zurückgeschoben wurde. Auch in diesen ist trotz der Abnahme der Erregbarkeit noch deutlich zu sehen, dass die Schwankungscurve der Zeit nach schneller herabsinkt, als wieder in die Höhe steigt.

§ 5. Geschwindigkeit und Dauer der negativen Schwankung des Muskels

Aus den Resultaten der Versuchsreihe I können wir nun einen Schluss ziehen auf die Fortpflanzung der negativen Schwankung in der Muskelfaser und auf die Dauer dieses Processes. Die Zeit von dem Moment des Reizes *t* (Fig. 5) bis zum Beginn der Schwankung in *m*, ist diejenige Zeit, in der die negative Schwankung sich von der gereizten Stelle bis zu dem vom Längsschnitt abgeleiteten Punkte fortgepflanzt hat. Indem wir diese Zeit an der Theilung des Apparates ablesen und die Strecke zwischen den erregenden Electroden und dem abgeleiteten Punkte des Längsschnittes messen, erhalten wir die Geschwindigkeit, mit der sich die negative Schwankung in der Muskelfaser fortpflanzt. Die Bestimmung der Länge auf dem Muskel ist einigermassen misslich wegen seiner Dehnbarkeit. Ich habe die Messung immer bei der Spannung vorgenommen, wie sie während des Versuches selbst erforderlich war.

Die Zeit vom Beginn der negativen Schwankung *m* bis zum Ende *o* derselben stellt die Dauer dieses Processes dar, der in dem abgeleiteten Muskelstück vor sich geht. Auch diese lässt sich aus den Daten der Beobachtungen für jeden Versuch berechnen.

In folgender Tabelle sind die Werthe für die Geschwindigkeit und die Dauer der negativen Schwankung zusammengestellt. G bedeutet die Geschwindigkeit und Θ die Dauer.

Versuch.	G.	Θ.	lq.
XI . .	(4,755) Meter . .	0,0039 Secunde . . .	6 mm.
XIII . .	3,125 „ . .	— „ . . .	11 „
XVII . .	2,795 „ . .	— „ . . .	9 „
XIX . .	2,246 „ . .	0,0040 „ . . .	7 „
XX . .	2,202 „ . .	0,0023 „ . . .	8 „
XXVII . .	3,663 „ . .	0,0040 „ . .	10—11 „
XXXIII . .	3,502 „ . .	0,0055 „ . . .	13 „
Mittel:	2,927 Meter.	0,0039 Secunde.	

Scheidet man aus Versuch XI den etwas zu hoch liegenden Werth für G aus, so erhält man die oben angegebenen Mittelwerthe

Aus diesen Werthen lässt sich nun in derselben Weise wie für die Nervenfaser auch für die Muskelfaser die electromotorische Veränderung durch die Länge der Faser verfolgen.

§ 6. Die Reizwelle des Muskels.

Eine Muskelfaser MM (Fig. 6) sei von ihrem künstlichen Querschnitt q und vom Längsschnitt des Elementes dM_1 abgeleitet, welches man von zwei sehr nahe gelegenen Querschnitten begrenzt sich vorstellen möge. Wenn die Faser in p momentan gereizt wird, so wird nach einer bestimmten Zeit die negative Schwankung das Element dM_1 erreicht haben und zwar in dem Moment, in dem man im abgeleiteten Kreise die ersten Zeichen der negativen Schwankung wahrnimmt. Zu derselben Zeit aber wird das Maximum der negativen Schwankung in einer dem gereizten Punkte näher gelegenen Elemente dM_2 sich befinden, und in einem dritten Elemente dM_3

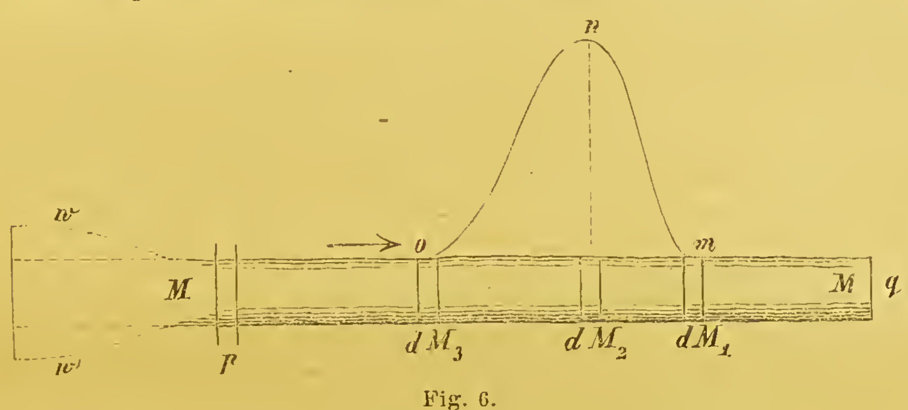


Fig. 6.

wird die negative Schwankung ihr Ende erreicht haben. Tragen wir nun über diese und die dazwischen gelegenen Elemente der Muskelfaser die Grösse der negativen Schwankung als Ordinaten auf, so erhalten wir die Curve $m\,n\,o$, welche darstellt, in welchem Zustande der electromotorischen Veränderung sich das darunter liegende Element der Muskelfaser befindet.

Nach unsern jetzigen Kenntnissen über electrische Vorgänge sind wir berechtigt, uns vorzustellen, dass die electromotorische Veränderung in einem Elemente der Faser in einer darin stattfindenden Molecularbewegung bestehe. Es entspricht daher der electromotorischen Aenderung eine moleculare Aenderung, über deren Natur wir zunächst Nichts aussagen können. Wir können aber annehmen, dass electromotorische und moleculare Aenderung in einem Element der Faser in gleichem Sinne wachsen und wieder verschwinden, so dass

die Curve *mno* selbst oder eine ihr ähnliche Curve, die eine Funktion der ersten ist, den Ablauf der moleculären Aenderung darstellt.

Wir wollen daher, entsprechend dem Vorgang in der Nervenfaser, die Curve *mno* mit dem Namen „Reizwelle" bezeichnen. Sie schreitet analog einem Wellenberge von der gereizten Stelle aus in der Muskelfaser vor. Zu einer bestimmten Zeit liessen wir sie an der in Fig. 6 gezeichneten Stelle sich befinden, nachdem in p ein Reiz stattgefunden hatte. Zu dieser Zeit beginnt die moleculare Aenderung im Element dM_1, indem aber die Reizwelle über dM_1 hinwegschreitet, erreicht erstere ihr Maximum, um wieder auf Null herabzusinken. Auch eine zweite Reizwelle muss von der erregten Stelle aus nach der entgegengesetzten Richtung in der Faser sich fortpflanzen; denn wir wissen, dass die negative Schwankung auch im Muskel nach beiden Richtungen hin gleichzeitig wahrnehmbar ist.

Aus den angeführten Beobachtungen lässt sich nun die Länge der Reizwelle berechnen. Wenn wir Θ als die Schwingungsdauer der Reizwelle bezeichnen, so ist ihre Länge Λ gleich derjenigen Strecke, die sie in der Zeit Θ zurücklegt. Also $\Lambda = \Theta \cdot G$.

Wir erhalten hiernach für Λ einen minimalen Werth von 5,062 mm. und einen maximalen Werth von 14,65 mm.; im Mittel einen Werth von nahe 10 mm. Auffallend erscheint hier offenbar die geringe Länge der Reizwelle im Muskel gegenüber der Reizwelle im Nerven, die im Mittel 18—19 mm. Länge besitzt.

§ 7. Reizwelle und Contractionswelle.

Es ist nun ferner von Interesse, das Verhalten der Contraction gegen die Reizwelle ins Auge zu fassen. Auch die Contraction schreitet in Form einer Welle in der Muskelfaser von der gereizten Stelle aus vor, und nach den Versuchen von Aeby beträgt die Geschwindigkeit dieser Welle im Muskel ein Meter in einer Secunde.

Aus den Untersuchungen von Helmholtz wissen wir, dass die Zuckung des Muskels nicht im Moment des Reizes beginnt, sondern erst nach einer Zeit von 0,01—0,02 Sec., welche das Stadium der latenten Reizung genannt wird. Die negative Schwankung dagegen und die ihr entsprechende Reizwelle lässt nach den vorangegangenen Versuchen kein solches Stadium der Latenz erkennen, sie erhebt sich vielmehr an der gereizten Stelle im Momente des Reizes, um sich von dort aus nach beiden Seiten hin fortzupflanzen. Es geht nun

hieraus zunächst hervor, dass in einer gereizten Muskelfaser die Reizwelle der Contractionswelle voranläuft. Betrachten wir ein einzelnes Element der Muskelfaser, so ist in diesem der Process der negativen Schwankung bereits abgelaufen, bevor es anfängt, in Folge der Contraction seine Form zu ändern. Aus der Fig. 2 können wir ferner neben dem zeitlichen auch das räumliche Verhalten der Reizwelle zur Contractionswelle entnehmen. Nachdem die Faser in *p* gereizt ist, befinde sich nach Ablauf der latenten Reizung die Reizwelle *m n o* in der daselbst gezeichneten Lage. In diesem Moment erhebt sich in *p* die Contractionswelle. Sie schreitet über die Stelle *p* in der Richtung des Pfeiles vor, als käme sie von einer Verlängerung der Muskelfaser über *p* hinaus her, und sie ist daher durch die Curve *w w'* angedeutet.

Nach Ablauf der latenten Reizung befindet sich die Reizwelle *m n o* in einer Entfernung von *p*, die, wenn das latente Stadium zu 0,01 Sec. und die Geschwindigkeit der Reizwelle zu 3 M. angenommen wird, 30 mm. beträgt. Im weiteren Verlaufe folgt nun die Contractionswelle *w w'* der voranschreitenden Reizwelle. Da wir aber die Geschwindigkeit der Reizwelle fast dreimal grösser gefunden haben, als die der Contractionswelle nach den Versuchen von Aeby, so würde hiernach die letztere hinter der ersten immer mehr zurückbleiben. Man müsste annehmen, dass die Contractionswelle mit abnehmender Geschwindigkeit vorschreite, worüber die Versuche von Aeby keinen Aufschluss geben. Es wäre aber auch möglich, dass die Verschiedenheit der für Reiz- und Contractionswelle gefundenen Geschwindigkeit in den verschiedenen Versuchsbedingungen ihren Grund habe. In den Versuchen von Aeby wurden die Muskeln mit bestimmten Gewichten belastet und konnten sich frei contrahiren. Ausserdem verursachte die Reizung bei jedem Versuche nur eine einzelne Zuckung. In den hier vorgeführten Versuchen mussten dagegen die Muskeln gespannt erhalten werden, so dass sie sich nicht merklich verkürzten, und die angewandte Reizung verursachte eine tetanische Contraction. Es lässt sich von vornherein schwer sagen, in wiefern diese Umstände auf die Fortpflanzung von Einfluss sind, aber zu beachten sind sie jedenfalls. Wir verweisen indess auf den zweiten Theil dieses Abschnitts, in welchem es uns gelungen ist, eine bessere Uebereinstimmung zwischen beiden Geschwindigkeiten zu erzielen.

Es giebt übrigens einen Umstand, der die Geschwindigkeit der

Contractionswelle bei Anwendung der bisherigen Methoden zu klein erscheinen lassen könnte. Es nimmt nämlich offenbar die Contractionswelle von der gereizten Stelle aus bei ihrer Fortpflanzung an Höhe ab. Wenn man daher die graphische Methode anwendet, so wird die erste der näheren Stelle entsprechende Curve höher sein, als die zweite von der entfernteren Stelle des Muskels gezeichnete. Die zweite wird sich also später an der Abscisse abheben und die Geschwindigkeit dadurch verlangsamt erscheinen lassen.

Die Versuche von Aeby geben leider keine vollständigen Curven der Contractionswelle, sondern nur die Anfänge derselben, so dass man ihren Verlauf daraus nicht beurtheilen kann. Den ganzen Verlauf zu kennen, ist aber schon deshalb von Interesse, weil man daraus die Länge der Contractionswelle entnehmen würde. Diese ist meines Wissens bisher noch in keiner Weise in Betracht gezogen worden, obwohl man sie aus anderweitigen Beobachtungen ungefähr berechnen kann.

Wir haben in dem zweiten Theil dieses Abschnittes die hier eben angedeuteten Fragen einer eingehenden Untersuchung unterworfen und verweisen daher auf das dort Gesagte.

Im Allgemeinen können wir zuvörderst aus dem gewonnenen Ergebniss den Satz ableiten:

„Jedes Element der Muskelfaser vollzieht erst den Process der negativen Schwankung, bevor es in den Zustand der Contraction eintritt.“

B. Ableitung von zwei Punkten des Längsschnitts.

§ 8. Die Schwankungscurven, welche bei dieser Anordnung auftreten.

In den bisherigen Versuchen geschah die Ableitung des Muskels immer vom Längsschnitt und künstlichen Querschnitt. Ich stellte mir nunmehr die Frage, wie die Erscheinungen ausfallen würden, wenn man von zwei Punkten des Längsschnittes eines regelmässig gebauten Muskels ableiten würde? Die zu diesem Zwecke angestellten Versuche der Versuchsreihe II sind ganz in derselben Art angestellt, wie die vorhergehenden. Nur selten trat bei Ableitung von zwei Längsschnittpunkten keine Ablenkung auf. Ich nenne auch

hier entsprechend den vorangegangenen Versuchen die Richtung des Stromes, nach den erregenden Electroden hingewendet, positiv und von den Electroden abgewendet, negativ. In demselben Sinne sind auch die bei der Reizung auftretenden Ströme bezeichnet.

In den ersten Versuchen legte ich an den Muskel einen künstlichen Querschnitt an, setzte die Electroden auf zwei Punkte des Längsschnitts und reizte den Muskel an dem einen am Knochen sitzenden Ende. In diesen Fällen (Versuch XXXIV, XXXVI, XXXIX) war meist ein ruhender Muskelstrom in positivem Sinne vorhanden, da eine Electrode sich näher dem künstlichen Querschnitte befand. Der Versuch ergab meistens bei der Reizung eine negative Schwankung, die ungefähr denselben Verlauf hatte, wie in den Versuchen der Versuchsreihe I. Dagegen zeigt Versuch XXIX sehr deutlich Ausschläge in positivem Sinne, die bei einer grösseren Entfernung des Schiebers von der Anfangsstellung auftraten.

Offenbar ist der angelegte Querschnitt der beabsichtigten Beobachtung in diesem Falle hinderlich. Denn da der Muskel fortwährend von dieser Stelle aus abstirbt, so wird in manchen Versuchen die abgestorbene Schicht, die eine ableitende Electrode erreicht haben, und man erhält daher nur Resultate der Art, wie in der ersten Versuchsreihe.

Ich beschloss daher, nur den unverletzten Muskel zu ferneren Versuchen zu benutzen. Der Sartorius wurde mit seinen Knochenenden sorgfältig herauspräparirt, und an diesen auf den Korken ausgespannt.

Wenn man nun auf einen solchen Muskel die ableitenden Electroden an zwei nahezu symmetrisch gelegenen Punkten aufsetzt, so erhält man meist einen schwachen Strom in dem einen oder andern Sinne. Dieser Strom hat aber keinen Einfluss auf den Erfolg des Versuches, er wird jedesmal compensirt und seine Richtung ist in der Rubrik *Cp* der Versuche durch das Vorzeichen der Compensatorgrade angegeben, indem die Richtung nach den erregenden Electroden hin für alle im Versuch auftretenden Ströme für positiv gilt.

In den nun folgenden Versuchen sieht man fast ausnahmslos, ausser den Ablenkungen in negativem Sinne auch solche in positivem Sinne eintreten, und zwar in ganz gesetzmässiger Reihenfolge. Geht man von der Anfangsstellung des Apparates aus, so erscheinen zuerst die negativen Ausschläge, die ich als n e g a t i v e S c h w a n k u n g bezeichnen will, sie erreichen beim Vorrücken des Schiebers ein Maxi-

mum, nehmen ab und man trifft häufig eine Stellung des Schiebers, in der kaum eine merkliche Ablenkung in dem einen oder anderen Sinne vorhanden ist. Rückt man nun aber mit dem Schieber weiter, so schlägt die Richtung der nun erfolgenden Ablenkungen in die entgegengesetzte um. Diese Ablenkungen in positivem Sinne, welche ich als positive Schwankung bezeichnen will, wachsen ebenfalls bis zu einem Maximum und verschwinden dann, wenn man den Schieber weiter von der Anfangsstellung entfernt. In manchen Versuchen ist der eben beschriebene Gang nicht innegehalten. Wenn man von der Anfangsstellung des Schiebers ausgeht, so ist manchmal, bis man in die Region der positiven Schwankung gelangt, so viel Zeit verflossen, dass unter ungünstigeren Bedingungen die positiven Ausschläge sehr klein ausfallen oder gar nicht mehr bemerkbar sind. Daran ist dann nur die Abnahme der Erregbarkeit des Muskels Schuld. In einigen Versuchen habe ich daher gleich zu Anfang dem Schieber diejenige Stellung gegeben, die geeignet ist, um die positiven Schwankungen zuerst abzufangen.

Wenn man nun die in diesen Versuchen auftretende negative Schwankung, welche der Zeit nach zunächst dem Reize folgt, in ihrer Erscheinung näher betrachtet, so unterscheidet sie sich nicht wesentlich von der bei Ableitung von Längs- und künstlichem Querschnitt erhaltenen negativen Schwankung. Berechnet man ferner die Zeit, innerhalb welcher diese negativen Ausschläge dem vorangegangenen Reize nachfolgen und andauern, so fallen sie deutlich zusammen mit demjenigen Zeitraume, in welchem die Reizwelle über den der erregten Stelle näheren Längsschnittspunkt l, von dem wir ableiten, hinwegläuft. Wir können hieraus bereits den Schluss ziehen, dass eine Stelle des Längsschnittes, in der sich die Reizwelle befindet, sich negativ verhält gegen einen anderen Punkt des Längsschnittes ausserhalb der Reizwelle, vorausgesetzt, dass vorher kein Strom zwischen diesen Punkten existirte. Dies ist nur der Fall, wenn die Punkte wirklich symmetrisch sind, indessen ist die Symmetrie der abgeleiteten Punkte durchaus nicht wesentlich. Die Erscheinung bleibt dieselbe, ob ein Strom in dem einen oder dem anderen Sinne in der Ruhe vorhanden war oder nicht. Mag ferner dieser Strom compensirt sein oder nicht, wir beobachten, so lange die Reizwelle über der einen Electrode steht, einen neuen Strom, der im Muskel von dieser Electrode zur zweiten Electrode gerichtet ist. Dieser Strom ist also ganz unabhängig von den zufälligen schwachen Strömen, welche die

beiden Längsschnittspunkte in der Ruhe geben, und er übertrifft diese meistens bei Weitem an Stärke.

§ 9. Zeitlicher Verlauf der positiven Schwankung.

Wenn wir nun die positive Schwankung, welche der negativen folgt, ins Auge fassen, so entgeht es uns nicht, dass ihr Auftreten mit dem Fortschreiten der Reizwelle über die der erregten Stelle entferntere ableitende Electrode im Zusammenhang steht. Wir wissen aus dem Vorhergehenden, dass eine Stelle des Längsschnitts innerhalb der Reizwelle negativ ist gegen eine Stelle ausserhalb derselben. Sobald also die Reizwelle die erste ableitende Electrode verlassen und die zweite von der erregten Stelle entferntere Electrode erreicht hat, so muss nach dieser Annahme statt des negativen nun ein positiver Strom auftreten, der im Muskel die Richtung nach der erregten Stelle hin einhält. Den Beweis für diese Erklärung der positiven Schwankung liefert uns die Bestimmung des Zeitpunktes, in welchem die positive Schwankung nach erfolgtem Reize auftritt. Derselbe stimmt in der That mit demjenigen gut genug überein, in welchem die Reizwelle die zweite Electrode eben erreicht. In folgender Tabelle ist G' die Geschwindigkeit der Reizwelle aus der Zeit zwischen Reiz und Anfang der positiven Schwankung und aus der Entfernung der zweiten Electrode von der gereizten Stelle berechnet, und gleichzeitig ist Θ' die Dauer der positiven Schwankung beigefügt:

Versuch.	G'.	Θ'.
XXXV	2,758 m.	0,0040″
XLI	2,365 „	0,0073″
XLV	4,640 „	0,0067″
XLIX	2,110 „	0,0044″
LI	2,365 „	0,0067″
LIII	2,202 „	—
Mittel:	2,851 m.	

Der Werth G' stimmt mit dem für G, den wir aus der ersten Versuchsreihe erhalten haben, soweit überein, dass wir beide für identisch halten können. Die Reizwelle giebt sich also an jeder vom Längsschnitt abgeleiteten Stelle in derselben Weise zu erkennen, indem sie einen Strom erzeugt, dessen negativer Pol im Muskel innerhalb der Reizwelle liegt. In den angeführten Versuchen ist deshalb die Entfernung der ableitenden Electroden $l\lambda$ immer grösser gewählt

als die Länge der Reizwelle, damit diese die erste Elektrode bereits verlassen habe, wenn sie die zweite betritt. Liegen sie innerhalb einer Reizwelle, so werden natürlich die Ausschläge abnehmen. Ferner werden sich positive und negative Schwankungen zum Theil aufheben, so dass der Moment, in welchem die Reizwelle die zweite Electrode erreicht, nicht bestimmt werden kann. Wenn die Electroden ganz nahe aneinander stehen, so werden schliesslich die Ausschläge ganz verschwinden. Auffallend ist es nun, dass die Dauer der positiven Schwankung der Werth Θ' von der Dauer Θ der negativen Schwankung zuweilen um ein Bedeutendes abweicht. Während der Mittelwerth von $\Theta = 0{,}0039''$ war, beträgt der von $\Theta' = 0{,}0058''$. Diesem letzteren können wir übrigens keine Zuverlässigkeit beilegen, da er nur aus fünf Zahlen gewonnen ist, von denen zwei einen niedrigen Θ sich nähernden Werth haben, während drei um ein Beträchtliches grösser sind. Aus diesen drei höheren Werthen von Θ' geht aber hervor, dass unter Umständen die Dauer der positiven Schwankung grösser erscheinen kann als die der negativen Schwankung. Wenigstens finden wir unter den Versuchen der ersten Reihe keine negative Schwankung von solcher Dauer.

Wir bemerken ferner noch einen anderen Unterschied zwischen der negativen und positiven Schwankung. Im Allgemeinen erscheinen nämlich die positiven Ausschläge kleiner als die negativen. Dies könnte in manchen Fällen davon abhängen, dass während des Versuches die Erregbarkeit abgenommen hat. Indess dies kann nur der Fall sein, wenn die positive Schwankung nach der negativen zur Untersuchung kam. Aber auch, wenn der Versuch mit der Beobachtung der positiven Ausschläge anfing, waren die darauf folgenden negativen Ausschläge um Vieles grösser, wovon Versuch LI ein deutliches Beispiel giebt.

§ 10. Graphische Darstellung der Ergebnisse.

Der Deutlichkeit halber sei es erlaubt, die so eben gewonnenen Resultate nach der bereits angewandten graphischen Methode darzustellen. Fig. 7 stellt eine Muskelfaser vor, die in p gereizt werden kann. Die ableitenden Electroden l und λ, welche den Längsschnitt der Elemente dM und dM_1 berühren, führen zum Galvanometer. So lange die Reizwelle w über l steht, ist ein Strom in der Richtung des Pfeiles 1 vorhanden, steht aber die Reizwelle über λ, so tritt ein entgegengesetzter Strom auf in der Richtung des Pfeiles 2. Da der

zweite Strom schwächer ist als der erste, so können wir daraus schliessen, dass die Reizwelle w_1 kleiner ist als die Reizwelle w. — Es ergiebt sich also daraus, dass die Reizwelle bei ihrer Fortpflanzung in der Muskelfaser an Höhe abnimmt. — Wir sind bei der Betrachtung in § 7 von der Voraussetzung ausgegangen, dass die negative Schwankung ein molekularer Process sei, der in jedem Element der Muskelfaser abläuft. Wenn wir (s. Fig. 6) den Strom der Muskelfaser MM von q und dem Längsschnitt des Elementes dM_1 ableiten, so gehört dieser Strom nur dem Elemente dM_1 an. Denn wir können uns vorstellen, dass an der dem künstlichen Querschnitt q zugewandten Grenze von dM_1 ebenfalls ein Querschnitt angelegt sei; das Stück $q - dM_1$ ist nun als unwirksam zu betrachten und es bleibt mithin nur der Strom des an seinem Längsschnitt abgeleiteten Elementes übrig.

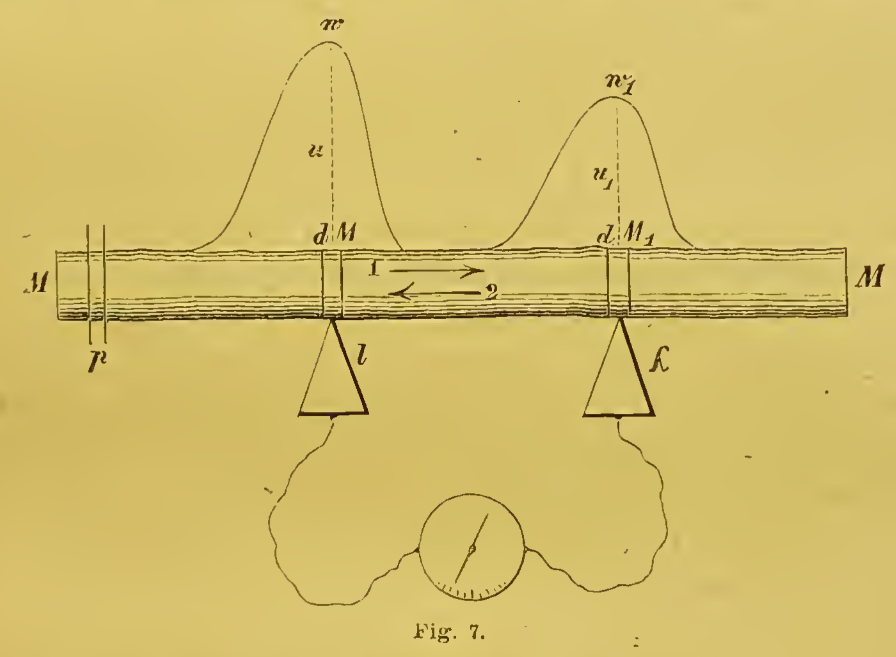


Fig. 7.

Aus dieser Betrachtung scheint mir am einfachsten die Aenderung des Muskelstromes zu folgen, welche, wie du Bois-Reymond ermittelt hat, eintritt, wenn man die ableitende Electrode am Längsschnitt verschiebt. Haben wir nämlich ein von zwei künstlichen Querschnitten begrenztes Muskelstück, so ist dieses, wie wir wissen, von den Querschnitten aus im Absterben begriffen, und zugleich sinkt auch mit diesem Vorgange in jedem Elemente der Faser die electromotorische Kraft desselben. Je näher daher ein abgeleitetes Element dem künstlichen Querschnitt ist, desto kleiner ist seine electromotorische Kraft, je näher dem Aequator, desto grösser. Daher kommt

es, dass der Aequator sich gegen den Querschnitt am positivsten verhält.

Diese Anschauung wird in den nun folgenden Erklärungen der beobachteten negativen und positiven Schwankungen ihre weitere Bestätigung finden. Kehren wir zu diesem Ende noch einmal zu dem Fall zurück, in welchem die Ableitung von Längsschnitt und Querschnitt stattfindet. In Fig. 8 sei von dM und q ein Strom abgeleitet. Befindet sich die Reizwelle über dM, so beobachtet man am Galvanometer einen negativen Ausschlag, dessen Grösse der über dM zu dieser Zeit befindlichen Ordinate u proportional ist. Hat die Reizwelle dM überschritten, so hat auch die negative Schwankung ihr Ende erreicht und das weitere Vorrücken der Reizwelle

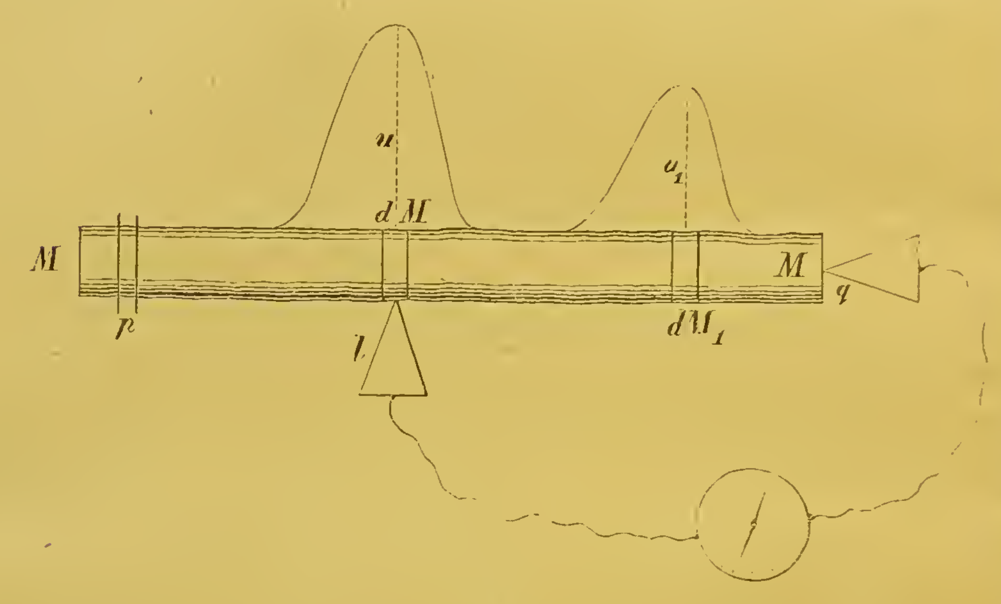


Fig. 8.

von dM bis q hat keine Veränderung des ruhenden Stromes zur Folge. Der Beweis hierfür geht aus den angestellten Versuchen hervor. In mehreren derselben besitzt nämlich die abgeleitete Strecke $dM - q = lq$ eine beträchtliche Länge, wir können aus der Geschwindigkeit der Reizwelle die Zeit berechnen, welche sie in solchen Fällen von dM bis q brauchen würde, und es stellt sich heraus, dass diese Zeit oft viel grösser ist, als die ganze Dauer der beobachteten negativen Schwankung. Da nun ferner die Länge der intrapolaren Strecke gar keinen Einfluss auf die Dauer der negativen Schwankung hat, so geht daraus mit Bestimmtheit hervor, dass diese Dauer uns nur die Zeit angiebt, in welcher die Reizwelle über das Element dM wegschreitet.

Befindet sich nun also die Reizwelle zwischen dM und q, so erklärt sich aus der oben angestellten Betrachtung, wesshalb dadurch keine Aenderung des abgeleiteten Stromes eintreten kann. Betrachten wir nämlich ein beliebiges Element dM_1 innerhalb der Reizwelle, so ist dieses in dem ableitenden Kreise so gelegen, dass es nach beiden Seiten hin nur mit seinem Querschnitte wirkt, und da diese auch während der negativen Schwankung gleiche electrische Spannung beibehalten, so kann es auch nicht nach Aussen wirksam sein. Dies gilt aber, wie man sieht, von allen zwischen dM und q gelegenen Elementen der Faser, und daraus geht denn hervor, dass der zwischen dM und q stattfindende Vorgang der negativen Schwankung von keinem Ausschlage am Galvanometer begleitet sein kann.

Nach derselben Betrachtung ergeben sich nun auch die Erscheinungen, welche wir bei der Ableitung zweier Punkte des Längsschnittes beobachtet haben. Wenn wir (Fig. 7) die Electroden an den Längsschnitt der Elemente dM und dM_1 anlegen, die symmetrisch liegen, so haben wir zwei Ströme, die sich einander aufheben. Denn beide Elemente wenden ihre positive Seite den Electroden und ihre negative Seite einander zu, während alle dazwischen liegenden Elemente als unwirksam betrachtet werden können. Die Ströme, welche nun bei der Reizung beobachtet werden, sind daher als die „negativen Schwankungen" der Ströme jedes einzelnen Elementes zu betrachten. Steht nämlich die Reizwelle über dM, so sinkt der Strom desselben nach Null herab und es entsteht ein Ausschlag im Sinne des Stromes von dM_1, der die Richtung des Pfeiles 1 hat. Steht die Reizwelle dagegen über dM_1, so tritt das Umgekehrte ein, es erscheint ein Strom in der Richtung des Pfeiles 2.

Auf diese Weise lässt es sich also mit Leichtigkeit ableiten, woher jeder Punkt des Längsschnittes, der sich innerhalb einer Reizwelle befindet, negativ gegen einen ausserhalb befindlichen Punkt gefunden wird.

§ 11. Von der absoluten Grösse der negativen Schwankung im Muskel.

Es bleibt nun noch übrig die Frage zu erledigen, wie gross die electromotorische Kraft der negativen Schwankung gegenüber der electromotorischen Kraft des Muskelstroms wachsen kann. Beim Nerven haben wir gesehen, dass die Curve der negativen Schwankung unter die Abcissenlinie des abgeleiteten Stromes sinkt. Ihre electromotorische Kraft kann also die des ruhenden Nervenstromes bei

Weitem übertreffen. Die Versuche am Muskel, welche den Zweck haben, die angeregte Frage zu entscheiden, sind natürlich ganz in derselben Weise angestellt, wie die entsprechenden Versuche am Nerven. Es wurde der Muskel von künstlichem Querschnitt und Längsschnitt abgeleitet wie in der Versuchsreihe I, alsdann wurde mit Hülfe des Rheotoms dasjenige Stück der Schwankungscurve aufgesucht, welche in das Maximum derselben fällt. Nun wurde die Compensation aufgehoben, der Muskel gereizt und erst dann der Schlüssel zum Galvanometer geöffnet. Findet in diesem Moment der negativen Schwankung eine Umkehr des Stromes statt, so muss die Scala nach der negativen Richtung wandern. In vielen Versuchen derart ist es mir nun nicht gelungen, eine Ablenkung in negativem Sinne zu erhalten. Meist trat eine Ablenkung in positivem Sinne ein, die aber, wie zu erwarten, bedeutend schwächer war, als die entsprechende Ablenkung, welche durch den Strom des ruhenden Muskels erzeugt wurde. In dem einen Versuche XXXI, Versuchsreihe I, ist es mir gelungen zu beobachten, dass während der negativen Schwankung keine Ablenkung eintrat. Ohne Reizung des Muskels betrug die Ablenkung 14 und 17,5 Scalatheile, während der Reizung blieb bei der Einführung des Galvanometerkreises der Magnet in Ruhe. In diesem Falle also sank die Schwankungscurve gerade bis zur Abcisse herab, der abgeleitete Strom wurde in dem beobachteten Moment im Maximum der negativen Schwankung Null.

Ob es möglich ist, dass die Schwankungscurve noch weiter unter die Abcisse sinken kann, möchte ich dahingestellt sein lassen. Wenigstens ist es mir nicht gelungen, auch bei der stärksten Reizung einen solchen Fall zu beobachten. Aber wahrscheinlich ist mir dies nicht, und es ist vielleicht ein sehr wichtiger Unterschied zwischen negativer Schwankung im Nerven und im Muskel, dass erstere die electromotorische Kraft der Moleküle wirklich umzukehren vermag, während letztere dieselbe nur auf Null herabzusetzen im Stande ist. Sollte diese Thatsache, wenn sie richtig ist, nicht im Zusammenhange stehen, mit der Eigenschaft der Nervenmoleküle durch den constanten Strom säulenartige Polarisation anzunehmen, während dies die Muskelmoleküle nicht thun? Ist ferner nicht auch die Möglichkeit gegeben, dass die negative Schwankung des Nervenstroms wegen dieser Eigenschaft der Moleküle nur bei Reizung mit electrischen Strömen unter die Abscisse zu sinken vermag, während dies bei anderweitiger

Reizung vielleicht nicht geschicht? Diese und noch viele sich hieran knüpfende Fragen müssen weiteren wissenschaftlichen Forschungen auf dem betretenen Gebiete vorbehalten bleiben.

Versuchsreihe I.

Ableitung vom Längsschnitt und künstlichem Querschnitt.

Versuch XI.

Sartorius

$Sch_1 = 0{,}9615.$
$Sch_2 = 0{,}9272.$

Sch.	A.	Δ	UF	Cp.
0,9272	524—518	— 6*)		+34
0,980	525—497	—28		
0,950	525—517	— 8		
0,960	523—516	— 7		
0,970	525—511	—14	22	+30
0,980	523—512	—11	Tetanus hat schon sehr abgenommen.	

$pl = 19$ mm., $pp = 4$ mm., $lq = 6$ mm.
$Sa = 0{,}9652.$
$U = 25{,}8.$

Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle in der Muskelfaser $G =$ 4,755 Meter in einer Secunde.

*) Sehr langsam eintretende Ablenkung.

Versuch XII.

Sartorius.

$Sch_1 = 0{,}9615.$
$Sch_2 = 0{,}9272.$

Sch.	A.	Δ.	UF.
0,969	525—498	—27	
0,968	525—507	—18	
0,965	525—515,5	— 9,5	20,5
0,968	524,5—514,5	—10	
1,000	524—501	—23	
1,030	525,5—515	—10,5	
1,020	525,5—515	—10,5	
1,010	525—504,5	—20,5	
1,015	525—507,5	—17,5	20,2
1,018	526—510	—16	
1,020	525—519	— 6	

$pl = 12$ mm., $pp = 4$ mm, $lq = 10$ mm.
$U = 25{,}8$, $Sa = 0{,}9650$, $Se = 1{,}020$,
$G = 2{,}821$ M.

Die Dauer der negativen Schwankung: $\Theta = 0{,}0039''$.

Sa ist die Stellung des Schiebers, bei der die Schwankung anfängt, *Se* die Stellung, wo sie endet

Versuch XIII.

Sartorius.

$Sch_1 = 0{,}9535.$
$Sch_2 = 0{,}9250$

Sch.	A.	Δ	UF.	Cp.
0,925	langsame schwache Abl.			
0,940	0			+42
0,950	0			
0,960	515—510	—5	22	
0,970	515—506,5	—8,5		
0,960	515—507	—8		
0,950	0	0		

Nachdem der Muskel unerregbar geworden, traten keine Wirkungen mehr ein.

$pl = 10$ mm., $pp = 3$ mm., $lq = 11$ mm.
$U = 25{,}8$, $Sa = 0{,}955$,
$G = 3{,}125$ M.

Versuch XV.

Adductor magnus.

$Sch_1 = 0,9535.$
$Sch_2 = 0,9250.$

Sch.	A.	Δ	UF.	Cp.
0,92	510—504,5	—5,5		+50
	langsame Abl.			
0,93	0	0		
0,94	0	0		
0,95	0	0		
0,96	512—504,5	—7,5		
0,97	511—494,5	—16,5		
0,95	512—507	—5		
0,96	512—508	—4		
0,97	511—505	—6		
0,97	511—501,5	—9,5		
0,96	512—509	—3	23	
0,97	511—508	—3		
0,98	510—504,5	—5,5		
0,99	511—502,5	—8,5		
1,03	511—507,5	—3,5		
1,02	512—507	—5		
1,01	510—507	—3		
1,00	510—507	—3		

Versuch XVII.

Sartorius.

$Sch_1 = 0,9550.$
$Sch_2 = 0,9150.$

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
0,9150	536—525	—11		+30
	Starke Zuckungen.			
0,920	536—528,5	—7,5		
0,93	536—531	—5		
0,95	0	0		
0,96	536—534,5	—1,5		
0,97	537—534	—3		
0,98	536—532	—4		
0,99	536—530	—6		
	Schwache Zuckungen.			
1,00	536,3—532	—4,3		
1,01	536—530	—6		
1,02	537—532	—5		
1,03	536—533	—3		
1,04	536—532	—4		
1,05	536—532	—4		
1,06	535—532,5	—3,5		
1,07	536—534,2	—1,8		
1,08	538—536	—2		
1,09	0	0		
1,07	536—535	—1		
1,06	536—533	—3		
1,04	537—533,5	—3,5	20	
0,97	536—533,5	—2,5		
0,92	0	0		
0,95	0	0		
0,96	0	0		
0,97	min.	—min.		
0,98	536—532	—4		

pl = 13 mm., *pp* = 4 mm., *lq* = 9 mm.

Sa = 0,955. *U* = 25,8.

G = 2,795 M.

Versuch XIX.

Adductor magnus.

$Sch_1 = 0,9550.$
$Sch_2 = 0,9150.$

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
0,99	526—518	—8		+40
0,92	0	0		
0,99	527—515	—12,5	23,5	
0,94	527—524	—3		
0,93	0	0		
0,95	525—522	—3		
0,96	524—520,3	—3,7		
0,97	527—514,8	—12,2		
0,99	527—512	—15		
1,00	527—515,5	—11,5		
1,01	526—517	—9		
1,02	526—519,5	—6,5		
1,03	525,5—519,8	—5,7	23,5	+35
1,04	525—523	—2		
0,93	0	0		

pp = 3 mm., *pl* = 10 mm., *lq* = 7 mm.

Sa = 0,9600. *Se* = 1,04. *U* = 25,8.

G = 2,246 M.

Θ = 0,0040″.

Versuch XX.

Adductor magnus.

*Sch*₁ = 0,9497.
*Sch*₂ = 0,9313.

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
0,9313	0	0		+93
0,95	0	0		
0,97	0	0		
0,98	0	0		
0,99	540—532,5	—7,5		
0,98	0	0	22	
0,99	540—537	—3		
0,985	541—539,8	- 1,2		
0,98	0	0		
1,00	539,5—536,2	— 3,3		
Contractionen schwach.				
1,01	540—535,2	—4,8		
1,02	540—538	—2		+90
1,03	0	0		
1,04	0	0		
1,05	0	0		

pp = 3 mm., *pl* = 12—13 mm.,
lq = 8 mm.

U = 25,8. *Sa* = 0,9850. *Se* = 1,0250.
G = 2,202 M.
Θ = 0,0023″.

Versuch XXVII.

Sartorius.

*Sch*₁ = 0,9530.
*Sch*₂ = 0,9180

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
0,955	langsames Ab-	—		+46
0,9180	nehmen	—		
0,93	des	—		
0,94	Muskelstroms	—	23	
0,95	530—517	—13		
0,96	531—521	—10		
0,97	531—521	—10		
0,98	531—519	— 12		
0,99	532—521,5	—10,5		
1,00	531,5—524	— 7,5		+32
1,01	531,5 525,8	—5,7		
1,02	530,5—527	—3,5		
1,03	531—528	—3		
1,04	531—528,5	—2,5		
1,05	531—528,5	—2,5		
1,07	531—528,5	—2,5		+30
1,03	530—527	—3		
1,02	531—528	—3		
Contraction schwach.				
1,01	531—527	—4		
1,00	531—527,5	—3,5		
0,99	532 - 527,5	—4,5		
0,99	531,5 - 526,5	— 5		

pp = 3 mm., *pl* = 10 mm.,
lq = 10—11 mm.

U = 25,8. *Sa* = 0,945. *Se* = 0,020.
G = 3,663 M.
Θ = 0,0040 ′.

Versuch XXXI.

Sartorius.

*Sch*₁ = 0,9500.
*Sch*₂ = 0,9400.

Ohne Compensation.

	Ohne Reizung.		Mit Reizung.	
Sch.	A.	Δ.	A.	Δ.
0,99	518—532	+14	0	0
0,99	518—535,5	+17,5	0 (+min.)	—

pl = 12 mm. *lq* = 10 mm.

Versuch XXXIII.

Sartorius.

*Sch*₁ = 0,9431.
*Sch*₂ = 0,9288.

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
0,99	496—488	—8		+45
0,98	495—486,5	—8,5		
0,97	495—494	—1		
0,96	495—494	- 1		
0,97	495—493	—2		+ 40
0,975	494,2—492,5	—1,7	21,5	
0,98	495—492	—3		
0,99	495 491,8	—3,2		
1,00	495—492,5	—2,5		
1,01	495,5—493,5	—2		

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
1,03	495 494,2	—0,8		
1,04	495—494	—1		
0,92	0	0		+25
0,95	0	0		

$pl = 16$ mm., $l q = 13$ mm.
$U = 25{,}6$. $Sa = 0{,}9700$.
$Se = 1{,}0350$.
$G = 3{,}562$ M.
$\vartheta = 0{,}0055''$.

Versuchsreihe II.

Ableitung von zwei nahezu symmetrischen Punkten des Längsschnittes.

Versuch XXIX.

Adductor magnus.

$Sch_1 = 0{,}9470$.
$Sch_2 = 0{,}9148$.

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
1,04	515—520	+5		+3
1,05	515—522	+7		
1,06	515—518,5	+3,5		
1,07	516—517,5	+1,5		
1,02	516—517	+1		
1,00	0	0		
0,98	— min.	— min.	19—20	
0,96	516—510	—6		
0,96	516—511,5	—4,5		
0,94	0	0		
0,93	0	0		
0,92	0	0	20,7	
1,06	498,5—496	—2,5		
1,07	498,5—496,5	—2		
1,12	0	0		
1,174	0	0		
1,25	0	0		
1,30	0			

Polwechsel.

Sch.	A.	Δ.
0,98	500—498	—2
0,98	500—498	—2

$pl = 14$ mm., $l\lambda = 12$ mm.

Zerquetschung zwischen p und l.

Sch.	A.	Δ.
0,98	0	0

$l\lambda$ Entfernung der ableitenden Electroden von einander.

Versuch XXXIV.

Sartorius.

$Sch_1 = 0{,}9510$.
$Sch_2 = 0{,}9280$.

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
1,06	499—496,2	—2,8		+14
1,05	499—493	—6		
1,04	500—493,5	—6,5		
1,09	498—494,5	—3,5		+20
1,13	498,5—497	—1,5		
1,03	499—489	—10		
1,00	498,5—491	—7,5		
0,98	498—487,5	—10,5		
0,97	498—496	—2		
0,96	498—496	—2		
0,95	— min.	— min.		

Versuch XXXV.

Sartorius.

$Sch_1 = 0{,}9353$.
$Sch_2 = 0{,}9060$.

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
0,9060	0	0		—7
0,9200	0	0		
0,9300	0	0		
0,9400	504,5—502,5	—2		
0,9500	0	0		
0,9600	0	0		

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
0,9700	0	0		
0,9400	0	0		
0,9700	0	0		
0,9900	505—511	+6		
1,0000	505—511	+6		
1,0100	505—508	+3		
1,0200	505—507,3	+2,3		
1,0300	505—506,8	+1,8		
1,0400	505—506,5	+1,5		
1,0500	+ min.	+ min.		
1,0700	0	0		
0,9900	505—506,5	+1,5		
0,9800	0	0		
1,0000	0	0		
0,9400	505—504	—1	21 (20,8)	
0,9300	0	0		
0,9400	504—503	—1		
0,9500	0	0		

$sp = 4$ mm., $pp = 5$ mm., $pl = 8$ mm, $l\lambda = 15$ mm., $\lambda s = 7$ mm.

s bedeutet die Sehnenenden des Muskels.

Anfang der positiven Schwankung: $\Sigma a = 0{,}9800$.

Ende der positiven Schwankung: $\Sigma e = 1{,}045$.

Hieraus die Geschwindigkeit und Dauer der Schwankung berechnet:

$G' = 2{,}758$ M. $\Theta' = 0{,}0040''$.

Versuch XXXVI.

Sartorius.

$Sch_1 = 0{,}9353$.

$Sch_2 = 0{,}9060$.

Sch.	A.	Δ	UF.	Cp.
0,92	0	0		
0,93	504,5—501,2	—3,3		
0,94	503—500	—3		
0,96	503,5—502,5	—1		
0,98	503—501	—2		
1.00	503—502	—1		
1,02	503—502,2	—0,8	21	

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
	Noch erregbar?			
1,04	0	0		
1,06	0	0		
1,08	0	0		

$pp = 5$ mm., $pl = 10$ mm., $l\lambda = 15$ mm, λq —

Versuch XXXIX.

Sartorius.

$Sch_1 = 0{,}9506$.

$Sch_2 = 0{,}9233$

	Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
	0,9233	483—472	—11	22	+14
	0,9400	483—476,5	—6,5		
	0,9600	483—471	—12		
	0,9700	482,5—464,5	—18,0		
	0,9900	484—465	—19		
	1,0100	483—471,5	—11,5		
	1,0300	483—475	—8		
	1,0500	483,5—478	—5,5		+10,5
	1,0700	483,5—479	—4,5		
	1,0900	483—480,2	—2,8	22	
	1,1100	0	0		
	1,1300	—	—		
	1,0500	484—482	—2		
	1.0300	484—483	—1		
	1,0100	483,5 481,7	—1,8		
	0,9900	483—481	—2		
	0,9700	482,5—481	—1,5		
	0,9600	482,5—481	—1,5		
Pol-wechs.	0,9400	482 484,5	+2,5	Stromschleifen.	
	0,9400	482,5—479	—3,5		
Pol-wechs.	0,9340	482—479	—3		
	0,9340	482,5—485	+2,5		
	0,9400	482,5—484,5	+2		
	Zerquetschung zwischen p u. l.				
	0,9400	481—482,5	+1,5		

$pp = 5$ mm., $pl = 6$ mm., $l\lambda = 16$ mm., $lq = 7$ mm.

q bedeutet den künstlichen Querschnitt.

λq ist hier abgestorben.

Versuch XLI.

Sartorius.

$Sch_1 = 0,9430$ } ungenau.
$Sch_2 = 0,9220$ }

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
1,10	483,5—485,2	+1,7		
1,08	484—488	+4		
1,06	483,5 - 488,4	+4,9		
1,04	482,5 - 485,2	+2,7		
1,02	483—484	+1		
1,00	0	0	22	
0,98	483—479	—4		
0,96	483 - 472	—11		
0,94	0	0		
1,10	483 - 481	+1		+0,25
1,06	483 - 484	+1		
0,96	483,5 - 481,2	- 2,3		
0,95	0	0		

$pp = 5$ mm, $pl = 6$ mm.,
$l\lambda = 16$ mm., $\lambda s = 6$ mm.
$\Sigma a = 1,01$. $\Sigma e = 1,10$.
$G = 2,365$ M. $\Theta' = 0,0073''$.

Versuch XLII.

Sartorius.

$Sch_1 = 0,9510$.
$Sch_2 = 0,9168$.

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
0,9168	0	0		0
0,94	477 - 471	- 6		+0,2
0,96	475 - 451	- 24		
0,98	474,5 - 371	- 3,5(?)	22	
1,00	474 - 467	- 7	(21,5)	
1,02	473 - 468,5	—4,5		
1,04	473—469	—4		
Keine Contraction mehr.				
1,06	0	0		
1,08	0	0		
1,10	0	0		
1,12	0	0		

$pp = 5$ mm., $pl = 6$ mm.,
$l\lambda = 17$ mm., $\lambda s = 7$ mm.

Nur negative Ausschläge wahrscheinlich wegen schnell abnehmender Erregbarkeit.

Versuch XLV.

Sartorius.

$Sch_1 = 0,9550$.
$Sch_2 = 0,9210$.

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
0,9210	480—475	—5		—5
0,94	481—479	—2		
0,96	0	0		
0,98	481—486,5	+5,5	21	
1,00	481—489	+8		
1,02	481—485	+3		
1,05	481,5—484	+2,5		
Muskel unerregbar.				
1,08	0	0		
1,11	0	0		
1,14	0	0		
1,60	0	0		
0,94	0	0		
0,9210	0	0		

$pp = 5$ mm., $pl = 4$ mm.,
$l\lambda = 16$ mm., $\lambda s = 7$ mm.
$\Sigma a = 0,97$. $G' = 4,640$ M.
$\Sigma e = 1,065$. $\Theta' = 0,0067''$.

Versuch XLVI.

Sartorius.

$Sch_1 = 0,9550$.
$Sch_2 = 0,9210$.

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
0,921	479—475	—3		
0,94	479,5—475	—4,5		
0,95	479—471	—8		
0,97	479—461,5	—17,5		+1
0,99	479—456	- 23		
1,01	479—463,5	—15,5		
1,04	479—472,5	—6,5		
1,07	479—472,5	—6,5		
1,10	0	0		
1,13	0	0		
1,17	0	0		
0,99	479—477	—2		
0,94	478—473	—5		
0,921	0	0		
0,94	478—472	—6	Pol-	
0,94	475—474	- 4	wechsel.	
0,93	478—475,5	—2,5		

ch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
Zerquetschung zwischen p und l.				
,94	0	0		

sp = 5 mm., pp = 5 mm.,
pl = 3 mm., $l\lambda$ = 16 mm.,
λs = 8 mm.
λs abgestorben?

Versuch XLIX.

Sartorius.

Sch_1 = 0,948.
Sch_2 = 0,918.

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
),918	473—471	—2		—2
),94	472—439	—33		
),97	473—448	—25		
1,00	474—465,5	—8,5		
1,03	473—475	+2	21	
1,06	474—476	+2		
1,09	474,5—475 5	+1		
1,17	0	0		—0,3
),97	474—466,5	—7,5	Pol-	
),97	474—470	—4	wechsel.	
),97	474—467,5	—6,5		
),94	474,8—469,8	—5		
),93	0	0		
0,94	474—469	—5	Pol-	
0,94	474—469	—5	20,5 wechsel.	
Zerquetschung zwischen p und l.				
0,94	0	0		

sp = 3 mm., pp = 5 mm.,
pl = 5 mm., $l\lambda$ = 20 mm.,
λs = 5 mm.
Σa = 1,025. Σe = 1,095.
G' = 2,110 M. Θ' = 0,0044″.

Versuch L.

Sartorius.

Sch_1 = 0,9505.
Sch_2 = 0,9210.

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
1,06	462—466,5	+4,5		—3
1,09	461,5—467,5	+6		
0,98	462,5—451,8	—10,7		
1,12	+ min.	+ min.	21	
1,15	0	0		
1,17	0	0		
0,98	461—454	—7		—6

sp = 4 mm., pp = 5 mm.,
pl = 5 mm., $l\lambda$ = 17 mm ,
λs = 8 mm.

Versuch LI.

Sartorius.

Sch_1 = 0,9505.
Sch_2 = 0,9210.

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
1,08	460—469	+9		- 1
1,05	460,5—468	+7,5		
1,02	460—469	+9		
0,99	461—451,8	- 9,2		
0,96	460—427,5	- 32,5	21	
1,11	0	0		
1,05	560—564	+4		
1,11	0	0		

pp = 5 mm., pl = 5 mm.,
$l\lambda$ = 17 mm., λs = 5 mm.
Σa = 1,005. Σe = 1,093?
G' = 2,365 M. Θ' = 0,0067″.

Versuch LIII.

Sartorius.

Sch_1 = 0,9500.
Sch_2 = 0,9260.

Sch.	A.	Δ.	UF.	Cp.
1,06	482—488	+6,8		0
1,09	481—485,5	+4		
1,12	482—483	+1		
1,15	+ min.	+ min.		
1,24	0	0		
1,17	0	0		
1,04	479—480,8	+1,8	20,75	
1,01	0	0		
0,98	478—473	- 5		
0,96	478—477	—1		

U = 25,8. sp = 5 mm., pp = 5 mm.,
pl = 7 mm., $l\lambda$ = 18 mm.,
λs = 12 mm.
Σa = 1,025. Σe = 1,15.
G' = 2,202 M. Θ' = 0,01132″?

2.

Versuche über den Verlauf und die Fortpflanzung der Contractionswelle in der Muskelfaser.

§ 12. Vorbemerkungen.

Die ungenügende Uebereinstimmung in der Fortpflanzung der Reizwelle und der Contractionswelle im Muskel haben mich veranlasst, von Neuem Versuche über die letztere anzustellen. Die verdienstvolle Untersuchung von Aeby hat gezeigt, dass es möglich ist, auch die Dickencurve des Muskels graphisch darzustellen. Er bediente sich einer Hebelvorrichtung, welche im Wesentlichen mit dem Hebelwerk des Helmholtz'schen Myographions übereinstimmt.

Auf einem horizontal ausgebreiteten Muskel liegen quer gegen seine Länge in einiger Entfernung zwei Elfenbeinplättchen. Diese stehen durch einen festen senkrechten Stab mit dem Zeichenhebel in Verbindung nahe seinem Drehpunkt und bewirken bei der Contraction eine vergrösserte Bewegung des Zeichenstiftes auf dem rotirenden Cylinder.

Die Reizung des Muskels geschah an einem Ende desselben, und die von hier aus vorschreitende Contractionswelle hob also zuerst den einen, dann den andern Hebel. Die Entfernung der beiden Curven minus der Entfernung der Zeichenstifte auf dem Cylinder ergab die Zeit, in welcher die Contraction von einem Hebel zum andern sich fortgepflanzt hatte. Die Geschwindigkeit der Contractionswelle war bei kräftigen Muskeln durchschnittlich ein Meter in der Secunde.

Nach einer anderen Methode hat Engelmann*) denselben Gegen-

*) Jenaische Zeitschrift Bd. IV, Heft 2.

stand berührt. Um die Frage zu entscheiden, ob bei Schliessung des constanten Stromes durch den Muskel die Erregung nur am negativen Pol stattfindet, wurde ein senkrecht aufgehängter Muskel mit einem Zeichenhebel verbunden und die Pole einer Kette am oberen und unteren Ende des Muskels angebracht. In der Mitte war der Muskel in der Weise festgeklemmt, dass sich wohl die Erregung hindurch fortpflanzen konnte, aber die Contraction im oberen Abschnitt keine Bewegung des Hebels verursachte. Befand sich der negative Pol am oberen Ende, so trat die Zuckung später ein, als wenn derselbe Pol unten war. Im ersteren Falle musste sich also die Erregung erst bis zur geklemmten Stelle fortpflanzen, bevor sie wirksam war und aus der hierzu nöthigen Zeit berechnete Engelmann für die Contractionswelle des Muskels eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 1,17 Meter.

In den folgenden Versuchen habe ich mich einer anderen Methode bedient, die mir einfacher zu sein schien, und die den Zweck hatte, einige Uebelstände zu vermeiden, die bei den angeführten Methoden das Resultat beeinträchtigen können. In den Versuchen von Aeby zeichnen zwei Stellen des Muskels, beide Stellen verschieben sich bei der Contraction nach dem Befestigungspunkte hin und es zeichnet also im ganzen Verlauf der Zuckung nie derselbe Punkt des Muskels. Ferner werden die beiden Zuckungscurven niemals gleich hoch ausfallen, sondern es wird die zweite immer niedriger sein als die erste, weil die Contractionswelle bei ihrer Fortpflanzung an Höhe abnimmt. Aeby und ebenso Engelmann (auch v. Bezold) messen nun in ihren Versuchen immer in jeder Curve für sich die Länge der latenten Reizung oder den Abstand zweier Curvenanfänge. Die Curvenanfänge sind aber zu einer solchen Messung durchaus nicht geeignet, denn sie beginnen in keinem durch Messung in enge Grenzen einzuschliessenden Punkte der Abscisse, sondern heben sich allmählig von derselben ab. Am allerwenigsten aber lässt sich der Abstand zweier solcher Anfänge bestimmen, wenn die beiden Curven verschieden steil ansteigen, also einen ungleichen Verlauf haben. Man muss vielmehr die Regel beobachten, nur zwei gleich hohe und gleich verlaufende Curven zu vergleichen, welche auf einer und derselben Abscisse stehen. Die Messung ihrer Entfernung geschieht am besten dadurch, dass man durch den aufsteigenden Theil der Curve nahe ihrem Wendepunkte eine oder zwei horizontale Linien mit dem

Zeichenstifte zieht und den Abstand der hierdurch entstehenden Durchschnittspunkte misst.

Der Apparat, dessen sich Aeby bediente, ist ferner nicht dazu geeignet, um die Form und Länge der Contractionswelle zu bestimmen. Das Hebelwerk desselben besteht aus einem verhältnissmässig schweren Metallrahmen, der durch ein Gegengewicht aequilibrirt wird. In Folge dessen setzt der Muskel eine ziemliche Masse in Bewegung, die durch ihre Trägheit nicht im Stande ist, dem Muskel zu folgen. An einer ähnlichen Einrichtung habe ich daher bemerkt, dass hierdurch die Curven viel zu lang ausfallen und in ihrer Form gar nicht mehr der Contraction entsprechen. Engelmann's Einrichtung erschien mir noch weniger brauchbar als die Aeby's, da dieselbe keine Dickencurven giebt, und da ausserdem das Einklemmen des Muskels an einer Stelle dem Resultat unmöglich günstig sein kann.

§ 13. Einrichtung der Versuche.

Die im Ganzen sehr einfache Vorrichtung, deren ich mich bediente, habe ich an ein Helmholtz'sches Myographion angebracht. In dem feuchten Raum *r* (Fig. 9), in dem sich das Präparat befindet, wird über der Oeffnung eine 7,5 cm. lange, 12 mm. breite Glasplatte *g* auf zwei Stützen horizontal angebracht. Auf diese wird der Muskel *M* der Länge nach gelegt. Ein Drahtbügel *b* wird, wie die Figur zeigt, quer auf den Muskel gesetzt und trägt durch Haken eine leichte, aus Kammmasse gefertigte Rolle *R*, welche, wie die Rolle eines Flaschenzuges construirt, nur dazu dient, um die Hubhöhe zu verdoppeln. Zu diesem Zwecke geht über die Rolle ein Faden, der an dem Wirbel *w* fest ist, während das bewegliche Ende an dem Schreibhebel *h* angreift. Dieser Hebel besteht aus einem 8,5 cm. langen, ungefähr 1/4 mm. dicken elastischen Eisendraht, der in einem festgekitteten Kork *k* steckt und um diesen Befestigungspunkt federt. Der Angriffspunkt des Fadens befindet sich 18 mm. vom Drehpunkt entfernt, und daselbst hängt noch ein kleines Gewicht an dem Hebel. Das ganze auf dem Muskel lastende Gewicht beträgt demnach ungefähr 8 Grm. Das schreibende Ende ist nach dem rotirenden Cylinder *C* hin gebogen und trägt durch ein Tröpfchen Kitt befestigt die Spitze einer feinen Nähnadel.

Der Wirbel und der Kork befinden sich beide auf einem Querbalken, der an den zwei senkrechten Pfeilern des Myographions ver-

schiebbar ist, die den obern Theil des Apparates tragen. Durch Verschieben des Querbalkens und durch Drehen des Wirbels kann man beliebig die Stellung des Zeichenhebels auf dem Cylinder ändern und so mehrere Curven übereinander zeichnen. Ausserdem sitzt an der Wippe des Myographions ein steifer Draht, der quer an dem Hebel vorbeistreift. Ist die Wippe gehoben, dann hebt dieser

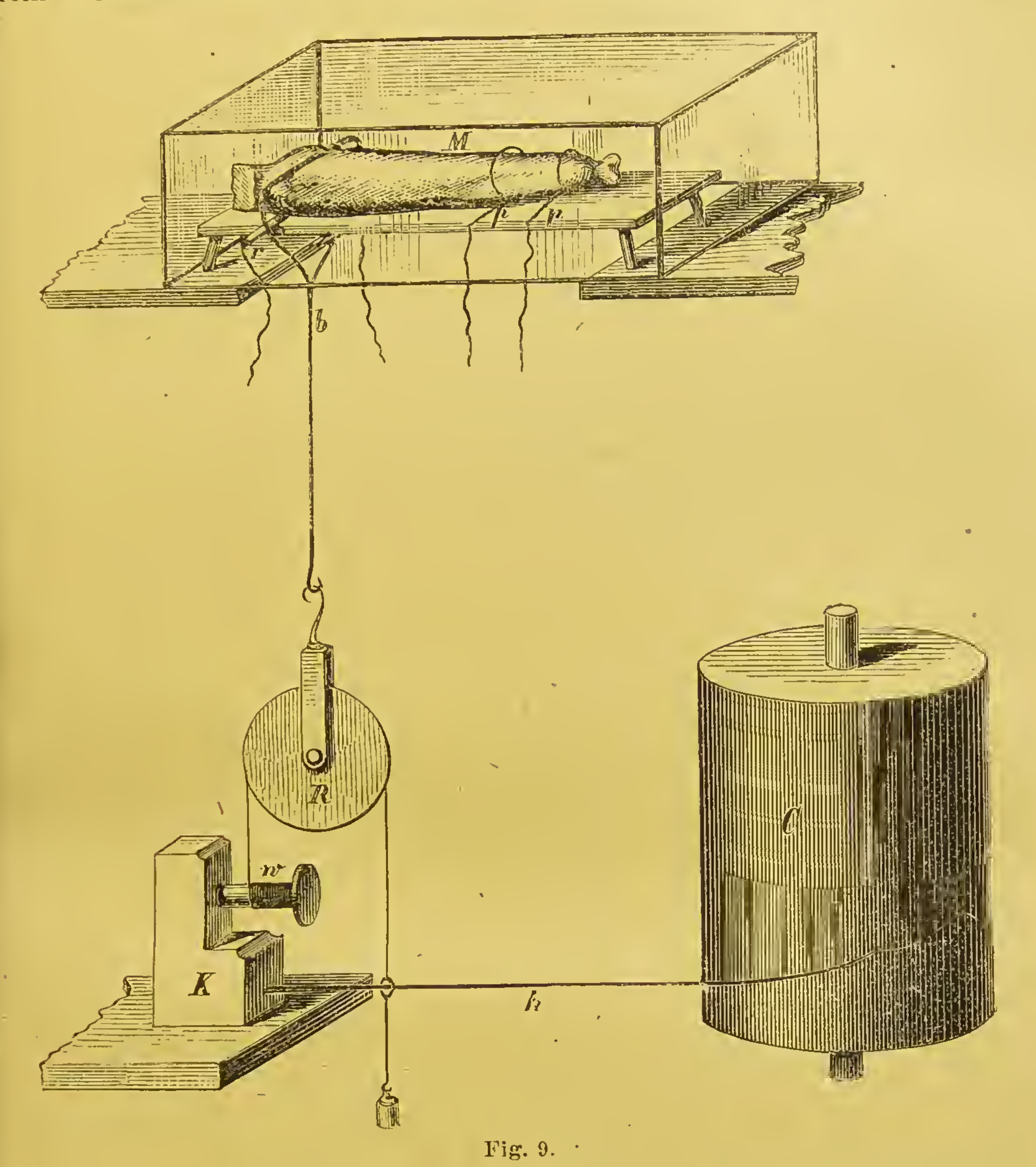


Fig. 9.

Draht den Schreibhebel von dem Cylinder ab, und lässt man die Wippe fallen, dann legt sich erst der Hebel an den Cylinder an. Auf diese Weise vermeidet man es, dass die Abscisse zu dick gezeichnet werde.

Unter dem Bügel sind quer auf die Glasplatte zwei Electroden, 3 mm. von einander entfernt aufgekittet. Durch diese wird der Muskel

direct an der zeichnenden Stelle gereizt. Zwei andere Electroden werden an einer entfernten Stelle angebracht, indem man zwei feine Drähte umwickelt. Der Muskel ist also nur an der zeichnenden Stelle durch den Bügel fixirt, die übrigen Theile können sich auf der Glasplatte frei bewegen und verschieben, wodurch der Fortpflanzung der Contractionswelle jedes Hinderniss hinweggeräumt ist.

Als Präparat benutzte ich ausschliesslich die beiden Adductoren vom Oberschenkel des Frosches zusammen, die in folgender Weise hergerichtet werden. Nach Trennung der Muskelhäute zu beiden Seiten geht man mit einem Scheerenblatt an der innern Seite dicht über dem Kniegelenk unter die Muskeln ein und kommt zwischen diesen und dem Sartorius wieder heraus, durchschneidet dann gerade das Kniegelenk und zieht den Unterschenkel fassend die Adductoren vom Oberschenkel nach oben hin ab. Dann entfernt man den Biceps, der in der Rinne der Adductoren liegt und eben so die Nerven der Muskeln bis zu ihrem Eintritt. Die Adductoren werden nun mit einem untern und obern Knochenstück so abgetrennt, dass keine Verletzung ihrer Fasern eintritt. Dabei ist man genöthigt, die Muskeln der andern Seite zu opfern.

§ 14. Ausführung der Versuche.

Man legt nun die Muskeln übereinandergefaltet auf die Glasplatte, so dass der Bügel auf eine Stelle nahe dem obern Knochenende liegt. Die beiden andern Electroden befinden sich nahe dem untern Knochenende und man hat so eine mässig lange Muskelstrecke dazwischen, die für den Versuch genügt. Die Reizung geschieht durch den Oeffnungsinductionsschlag einer Inductionsvorrichtung, indem der Kreis der primären Spirale durch die Wippe des Myographions geleitet wird. Zuerst zeichnet man den Moment der Reizung auf, indem man mit der Hand den Daumen der Schwungscheibe langsam gegen die Wippe führt, und man erhält auf dem Cylinder die Zuckungshöhe. Denn zeichnet man die beiden Curven auf dem rotirenden Cylinder hinter einander, indem man schnell durch eine Vorrichtung die Electroden wechselt. Damit aber die Höhe der Curven beide Male dieselbe ist, ist es nothwendig, vorher diejenige Entfernung der Inductionsrollen auszumitteln, die zu diesem Zwecke bei jedem Electrodenpaar anzuwenden ist. Da die Contractionswelle mit ihrer Fortpflanzung an Höhe abnimmt, so muss man die entferntere Stelle einer stärkeren Reizung aussetzen als die direct zeichnende Stelle des

Muskels. Unter diesen Bedingungen gelingt es sehr leicht, zwei fast ganz congruente Curven zu erhalten, die nur in der Richtung ihrer Abcisse verschoben erscheinen. Es hat, wie leicht denkbar ist, einiges Missliche, die Entfernungen am Muskel zu messen. Aus Fig. 9 sieht man, dass es sich um 3 Entfernungen handelt. Nahe dem Beckenende des Muskels in *r* befinden sich die zwei 3 mm. von einander entfernten Electroden, über denen der Bügel auf dem Muskel aufliegt. In *pp* nahe dem Knieende des Muskels befinden sich die entfernteren Electroden. Die Messung der Entfernungen *pp* und *rp* geschah nun nach beendigtem Versuche, indem der Muskel senkrecht aufgehängt und durch ein Gewicht von 30 grm. gespannt wurde. Die Stelle *r* war durch eine durch den Muskel gesenkte Nadel bezeichnet.

Die bei *r* befindlichen Electroden sind einander so nahe gelegen, dass man keinen grossen Fehler begeht, wenn die zwischen ihnen liegende Stelle des Muskels, welche den Bügel trägt und die Curve zeichnet, als den direkt gereizten Punkt betrachtet. Den entfernten Electroden *pp* muss man dagegen einen grösseren Abstand von einander geben, weil bei der Fortpflanzung die Contraktionswelle sonst zu schwach wird und keine brauchbare Zeichnung mehr giebt. Nun aber muss man wissen, von welchem Punkte ab man die Strecke bis zur zeichnenden Stelle des Muskels zu rechnen habe.

Ich habe daher durch besondere Versuche ermittelt, an welcher Stelle bei Durchleitung eines Induktionsschlages der Reiz stattfindet. Diese Versuche wurden wie alle folgenden an Muskeln von curarisirten Thieren angestellt, so dass Reizung der Nerven im Muskel vollständig ausgeschlossen war.

Man konnte hier nur an zwei Möglichkeiten denken. Entweder findet der Reiz nur an einer Electrode statt, oder an beiden zu gleicher Zeit, resp. innerhalb der ganzen intrapolaren Strecke.

Um dies zu entscheiden, wurde der Muskel zweimal hintereinander in *pp* gereizt, während die Electroden an der secundären Spirale gewechselt wurden. Der Induktionsstrom hatte also in zwei mit einander verglichenen Zuckungen entgegengesetzte Richtung im Muskel. Trotzdem zeigten die beiden Curven, die so erhalten waren, keine Zeitunterschiede, und wenn sie gleich hoch waren, fielen sie vollständig übereinander.

Noch überzeugender in Bezug auf dieses Resultat, waren Versuche, in denen ein Pol in *r*, der andere am entgegengesetzten Sehnenende sich befand, so dass sie um eine Strecke von ca. 30 mm.

von einander entfernt waren. Auch in diesem Falle fielen die Curven übereinander, wenn man in zwei auf einander folgenden Reizungen die Richtung des Inductionsstromes wechselte.

Daraus geht nun hervor, dass die Reizung mindestens an beiden Electroden erfolgt und dass sie für unsere Messapparate als gleichzeitig zu betrachten ist.

Unentschieden bleibt es dagegen, ob auch die ganze intrapolare Strecke zugleich direkt erregt wird. Darüber würden Versuche Aufschluss geben, in welchen man die zeichnende Stelle des Muskels zwischen zwei möglichst weit abgelegene Electroden bringt, während man eine dritte Electrode an die zeichnende Stelle ansetzt.

Es geht also aus diesen Versuchen hervor, dass wir in den nun folgenden Beobachtungen nur die Entfernung von *r* bis zur nächstgelegenen Electrode *p* zu messen haben, um die Strecke zu wissen, welche die Contraktionswelle zurückgelegt hat. Ausserdem folgt aus dem Vorhergehenden, dass die angegebne Art, die Electroden anzu-

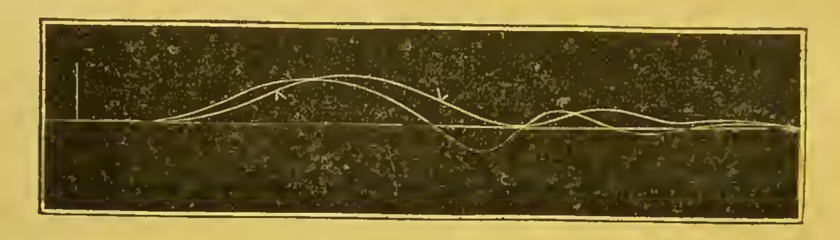


Fig. 10.

bringen, besser ist, als den Strom quer durch den Muskel durch zwei einander gegenüberstehende Electroden zu leiten. Denn bei der letzteren Anordnung ist es nicht möglich, Stromschleifen zu vermeiden, welche die Messung sehr unsicher machen.

In Fig. 10 sieht man nun ein genau copirtes Beispiel der von mir auf die beschriebene Weise erhaltenen Curven. Fast in allen Versuchen besitzen die beiden mit einander verglichenen Curven absolut ein und dieselbe Abcisse und ebenso ein und dieselbe Höhe. Die aufsteigenden Theile der Curven sind daher fast immer genau congruent; die absteigenden Theile dagegen zeigen häufig in ihrem Verlaufe kleine Incongruenzen, die von einem nicht ganz gleichmässigen Absinken der Contraktionswelle Zeugniss geben. Die Curven wurden nach dem bekannten Verfahren auf Gelatinpapier abgedruckt und so der Messung unterworfen. Um die Entfernung beider Curven von einander zu messen, wurde durch die Wendepunkte der aufsteigenden

Curventheile eine horizontale Linie gezogen. Die Entfernung der Durchschnittspunkte (s. Fig. 10) wurde mit Hülfe eines Mikrometers unter dem Mikroskop genau ermittelt.

In Versuch III und IV der unten folgenden Versuchsreihe A. hatten die Höhen beider Curven kleine noch messbare Unterschiede. Es wurde daher bei der Berechnung eine Correktion angebracht, indem aus den gegebenen Daten annähernd berechnet wurde, wie gross die Entfernung der Curven *a-b* sein würde, wenn die Höhen gleich gewesen wären. Eine solche Correktion anzubringen, ist unerlässlich, denn schon kleine Höhenunterschiede bedingen eine nicht unbeträchtliche Verschiebung der Curventheile, und man setzt sich daher groben Täuschungen aus, wenn man solche Curven ohne Weiteres mit einander vergleicht. Je grösser die Höhendifferenz wird, desto unsicherer wird natürlich auch die Correktion, und ich habe desshalb alle Curven, die mehr als ½ mm. verschieden an Höhe waren, von vorneherein ausgeschlossen.

Es wurde nun die Peripherie L des rotirenden Cylinders durch Messung gefunden, ebenso die Zeit einer Umdrehung t. Es war in allen folgenden Versuchen Log. $L = 1{,}92273$ und Log. $t = 0{,}23469 - 1$, wobei L in Millim. und t in Secunden ausgedrückt ist. Wenn nun die Entfernung rp gegeben ist, und wir die wahre Entfernung ab der beiden Curven mit E bezeichnen, und die Geschwindigkeit der Contraktionswelle mit G, so ist:

$$G = \frac{rp \cdot L}{t \cdot E}$$

Ich lasse nun die einzelnen Versuche folgen:

Versuchsreihe A.

Versuche an Muskeln mit Curare vergifteter Frösche.

Versuch I.

$pp = 6$ mm., $rp = 22$ mm.
Luft 18° R.
1) Log. $E = 0{,}45675$.
$G = 3{,}747$ Meter.
2) Log. $E = 0{,}41497$.
$G = 4{,}126$ M.

Versuch III.

$pp =$ mm., $rp = 20$ mm.
Muskel 13—14° C., Luft 16° R.
1) Log. $E = 0{,}48037$.
$G = 3{,}226$ M.
2) Der Höhenunterschied beider Curven: $cd = 0{,}3$ mm.
Höhe der kleineren Curve:
$h = 5$ mm.

Länge der kleineren Curve bis zum Maximum: $l = 13$ mm.
Höhe der Linie ab: $h' = 1,5$ mm.
Log. E gemessen $= 0,42732$.
Log. E berechnet $= 0,46180$.
$G = 3,367$ M.

Versuch IV.

$pp = 10$ mm., $rp = 20$ mm.
Muskel 12° C.
$cd = 0,3$ mm.
$h = 5$ mm.
$l = 13$ mm.
$h' = 1,5$ mm.
Log. E gemessen $= 0,33244$.
Log. E berechnet $= 0,37493$.
$G = 4,113$ M.

Versuch V.

$pp = 8$ mm., $rp = 18$ mm.
Muskel 13—13,5° C, Luft 15° R.
Log. $E = 0,37245$.
$G = 3,723$ M.

Versuch VI.

$pp = 8$ mm. Muskel 12° C.
$rp = 23$ mm. Luft 16° R.
1) Log. $E = 0,45484$.
$G = 3,935$ M.
2) Log. $E = 0,45408$.
$G = 3,942$ M.

Versuch VII.

$pp = 10$ mm., $rp = 17$ mm.
Muskel 12,5° C.
Log. $E = 0,30696$.
$G = 4,088$. M.

Versuch VIII.

$pp = 10$ mm., $rp = 19$ mm.
Muskel 11° C.
Log. $E = 0,33846$.
$G = 4,249$ M.

Versuch IX.

$pp = 10$ mm, $rp = 19$ mm.
Muskel 11,8° C.
1) Log. $E = 0,32480$.
$G = 4,385$ M.
2) Log. $E = 0,35122$.
$G = 4,126$ M.

Versuch X.

$pp = 10$ mm., $rp = 19$ mm.
Muskel 10° C.
1) Log. $E = 0,45102$.
$G = 3,279$ M.
2) Log. $E = 0,58021$.
$G = 3,860$ M.

§ 15. Der zeitliche Verlauf der Contraktionswelle.

Die Zahlen, welche sich aus dieser Versuchsreihe ergeben, zeigen nun unverkennbar eine gesetzmässige Annäherung an eine gewisse constante Zahl. Sie liegen zwischen den Grenzen 3,226 u. 4,385 M., schwanken also ungefähr um einen Meter. Die Ursache dieser Schwankungen liegt, wie Jeder leicht einsehen wird, in den ausserordentlich wechselnden Zuständen, in denen, wie man weiss, die Muskelsubstanz sich befindet. Verschiedenheiten der vorangegangenen

Ernährung, der von vielen Einflüssen abhängigen Erregbarkeit und namentlich der Einfluss der Temperatur werden alle im Stande sein, Unterschiede in dem Ablauf des Contraktionsvorganges zu erzeugen. Trotzdem aber können die gewonnenen Zahlen als vollkommen zuverlässig betrachtet werden, und es ist kaum anzunehmen, dass man im Stande sein würde, die Versuchsbedingungen noch gleichartiger zu machen, um übereinstimmendere Zahlen zu erzielen.

Die hier gewonnenen Werthe für die Geschwindigkeit der Contraktionswelle weichen nun bedeutend von den Aeby'schen Werthen ab. Die Ursache dieser Abweichung liegt, wie ich schon auseinander gesetzt habe, offenbar in der Methode der Untersuchung. Wesentlich spielt hier die Schwächung der Contraktionswelle, die bei der Fortpflanzung eintritt, eine Hauptrolle. Dieses Faktum habe ich bei Gelegenheit dieser Versuche genau constatiren können. Denn wurde die zeichnende Stelle direkt gereizt, so erfolgte stets eine höhere Zuckungscurve, als wenn man die entfernte Stelle mit derselben Stromstärke reizte. Daher musste auch zwischen je zwei Zeichnungen zusammengehöriger Curven der Rollenabstand der erregenden Induktionsvorrichtung so verändert werden, dass beide Curven gleich hoch ausfielen.

Die Curven der Versuchsreihe A. liessen sich nun noch ferner dazu benutzen, um die Dauer der latenten Reizung und die Dauer der ganzen Contraktionswelle zu bestimmen. Die Dauer der latenten Reizung ist bekanntlich von Helmholtz entdeckt und zuerst gemessen worden. Die Dauer einer Contraktionswelle dagegen ist meines Wissens bisher noch nicht gemessen worden; denn alle Versuche der Art beziehen sich nur auf die Verkürzungscurve, aber nicht auf die Dickencurve des Muskels. Die erstere jedoch ist keine einfache, sondern eine zusammengesetzte Curve, die aus den Verkürzungen aller einzelnen Muskelelemente besteht. Da aber die Verkürzung wahrscheinlich bei keiner Art der Reizung in allen Muskelelementen gleichzeitig erfolgt, sondern sich von Element zu Element fortpflanzt, so ist zu erwarten, dass die Dauer der Verkürzungscurve grösser ist, als die der Dickencurve, und zwar um die Zeit der Fortpflanzung durch die nicht direkt gereizte Muskelstrecke. Es ist also klar, dass die Dickencurve allein uns ein richtiges Bild von dem Verlauf und der Dauer einer Contraktionswelle liefert.

Aus den von Aeby angestellten Versuchen ergab sich, dass wenn ein Muskel an irgend einem Punkte gereizt wird, von diesem Punkte

aus die Contraktion sich in Form einer Welle fortpflanzt. Hätten wir einen genügend langen Muskel für ein solches Experiment zur Verfügung, so würden wir den Lauf einer solchen Contraktionswelle mit dem Auge verfolgen können, in der Art, wie wir die langsamer erfolgende Contraktionswelle der glatten Muskelfasern an den peristaltischen Bewegungen des Darmrohres beobachten können.

Denkt man sich also eine genügend lange Muskelfaser *mm.* (Fig. 11), welche in p gereizt wird, so wird kurze Zeit nach der Reizung eine Contraktionswelle $w\,w$ entstanden sein, die sich in der Richtung des Pfeiles fortpflanzt. In unsern Versuchen haben wir nun eine solche Contraktionswelle graphisch zur Anschauung gebracht. Befindet sich der Bügel des zeichnenden Apparates (Fig. 11) z. B. auf dem Muskelelement dM, so giebt uns die gezeichnete Curve ein Bild von dem Zustande dieses Elementes, während die Contraktionswelle über dasselbe hinwegläuft.

Die Dauer der gezeichneten Curve ist also gleichzeitig die Schwingungsdauer der Contraktionswelle. Da wir nun auch die Ge-



Fig. 11.

schwindigkeit dieser Welle kennen, so können wir auch ihre Länge berechnen. Wenn die Welle $w\,w$ (Fig. 11) sich in der gezeichneten Lage befindet, so ist sie im gereizten Punkte p eben abgelaufen. Während ihrer Dauer im Punkte p hat sie sich aber bis l fortgepflanzt. Nennen wir nun die Dauer t_c und ihre Länge l_w, und ihre Geschwindigkeit sei wiederum G, so ist $l_w = G \cdot t_c$.

Die folgende Tabelle enthält nun die aus der Versuchsreihe A. gewonnenen Werthe. Die Columne G giebt die Geschwindigkeit der Contraktionswelle, t_r die Dauer der latenten Reizung, t_c die Dauer der Contraktionswelle, l_w ihre Länge.

Nr.	G	t_r	t_c	l_w	Temp.	
1.	3,747 M.	0,0166"	0,0595"	222,9 mm.	Luft	18° R.
2.	4,126 „	0,0145"	0,0585"	241,1 „	„	„ „
3.	3,226 „	0,0205"	0,0820"	264,7 „	Muskel	13—14° C
4.	3,367 „	—	0,0779"	262,4 „	„	„ „ „
5.	4,113 „	—	0,0656"	269,9 „	„	12° C
6.	3,723 „	0,0205"	0,0533"	198,5 „	„	13—13,5° C
7.	3,935 „	0,0226"	0,0820"	322,8 „	„	12° C
8.	3,942 „	0,0226"	0,0738"	291,0 „	„	„ „
9.	4,088 „	0,0185"	0,0554"	226,4 „	„	12,5° C
10.	4,249 „	0,0205"	0,0882"	374,8 „	„	11 „
11.	4,385 „	—	0,0718"	314,8 „	„	11,8 „
12.	4,126 „	—	0,0615"	253,9 „	„	„ „
13.	3,279 „	0,0226"	0,0984"	322,8 „	„	10° „
14.	3,860 „	0,0226"	0,0984"	380,0 „	„	„ „
15.	— „	0,0164"	0,0636"	— „	„	—

Die Temperatur des Muskels wurde nach Beendigung des Versuches dadurch bestimmt, dass die Kugel eines feinen Thermometers zwischen die beiden Adductoren geschoben wurde und der niedrigste Stand desselben abgelesen wurde. Diese Methode ist sehr unvollkommen, doch giebt sie annähernd die Temperaturunterschiede der benutzten Muskeln.

Auf die Geschwindigkeit der Contraktionswelle ist kein deutlicher Einfluss der Temperatur sichtbar, da bei allen Temperaturen ungefähr dieselben Schwankungen vorkommen. Wir erhalten als Mittelwerth: $G = 3{,}869$ M. Die Werthe für die latente Reizung stimmen mit den von Helmholtz gefundenen gut überein. Sie zeigen im Allgemeinen keine grossen Schwankungen und liegen zwischen 0,0145" und 0,0226". Ein Einfluss der Temperatur, soweit diese in den angeführten Versuchen variirt worden ist, ist nicht bemerkbar.

Die Dauer der Contraktionswelle und die davon abhängige Länge derselben zeigt nun verhältnissmässig bedeutendere Schwankungen, als alle vorhergehenden Werthe. Die Dauer liegt zwischen 0,0533" und 0,0984". Die Wellenlänge zwischen 198,5 mm. und 380,0 mm. Hier bemerkt man deutlich den Einfluss der Temperatur, da Nr. 10, 13 u. 14 bei einer Temperatur des Muskels von 11 und 10° C die grössten Werthe zeigen. Es wird also durch Abkühlung des Muskels zunächst die Dauer der Contraktion verlängert, ohne dass die Fortpflanzung und die latente Reizung sich wesentlich ändern. Ob

bei weiterer Abkühlung des Muskels auf noch niedrigere Temperaturen, als in diesen Versuchen vorkommen, auch eine Aenderung der letzteren Faktoren eintritt, wäre noch zu ermitteln.

§ 16. Contraktionswelle abgekühlter Muskeln.

Die Versuchsreihe B. enthält Versuche, welche das im vorigen § Gesagte bestätigen. Es wurden dazu möglichst stark abgekühlte Frösche benutzt, die nicht mit Curare vergiftet waren. Die Zuckungscurven solcher Muskeln unterscheiden sich auf den ersten Blick von den gewöhnlichen. Sie sind nicht nur bedeutend länger, sondern sie zeigen auch ein längeres Verharren im Maximum der Contraktion.

In Fig. 12 sieht man eine solche Curve. An den meisten sind zwei getrennte Maxima vorhanden, und es hat den Anschein, als ob man es mit zwei Contraktionswellen zu thun habe. Doch ich habe mich überzeugt, dass diese Erscheinung nur von elastischen Schwankungen des zeichnenden Apparats herrührt.



Fig. 12.

Es lässt sich also aus dieser Beobachtung die Thatsache entnehmen, dass der abgekühlte Muskel eine merkbare Zeit im Maximum der Contraktion verharrt, bevor er sich wieder ausdehnt.

Die erhaltenen Werthe sind folgende:

Versuchsreihe B.

Nr.	t_r	t_c
1.	0,0185"	0,0820
2.	0,0205"	0,0820
3.	0,020[illegible]"	0,1230
4.	—	0,0718
5.	0,0164"	0,0882
nach je 15 Min.	—	0,0882
„	—	0,0779
„	—	0,0697
„	—	0,0697
6.	—	0,0820

Man sieht deutlich eine Vergrösserung der Contraktionsdauer, aber keine Aenderung der latenten Reizung. Versuch 5 wurde in der Absicht angestellt, um den Muskel sich allmählig erwärmen zu lassen und den Einfluss dieser Erwärmung zu beobachten. In der That nimmt auch die Contraktionsdauer mit der Zeit beträchtlich ab.

§ 17. Versuche an nicht curarisirten Muskeln.

Schliesslich führe ich noch eine dritte Versuchsreihe an, die an Sommerfröschen angestellt worden ist, die nicht mit Curare vergiftet waren.

Versuchsreihe C.

Nr.		G?		t_r	t_c
VI.	1.	—		0,0205"	0,0574"
	2.	—		0,0205"	0,0554"
VII.		5,022	M.	—	0,0779"
VIII.		5,201	„	—	0,0759"
IX.		7,559	„	0,0205"	0,0574"
X.	1.	—	„	0,0144"	0,0513"
	2.	—	„	0,0133"	0,0503"
XI.	1.	—	„	0,0123"	0,0533"
	2.	—	„	0,0144"	0,0492"
	3.	—	„	0,0164"	0,0492"
	4.	—	„	0,0133"	0,0472"
	5.	—	„	0,0123"	0,0462"
XIV.		10,085	„	—	0,0513"
XVI.		6,725	„	—	0,0472"
XVIII.		8,283	„	—	0,0574"
XIX.		4,065	„	—	0,0513"

Diese Versuche ergeben so schwankende und zum Theil so hohe Werthe für G, dass man diese nicht für maassgebend ansehen kann. Man erkennt hieraus, dass es bei diesen Bestimmungen nothwendig ist, die Thiere mit Curare zu vergiften. Die hohen Werthe für G entstanden offenbar hier dadurch, dass bei Reizung der entfernten Stelle des Muskels die intramuskulären Nerven durch Stromschleifen erregt worden sind, durch deren Vermittlung die Contraktionswelle schneller zur zeichnenden Stelle des Muskels gelangte.

Die Werthe für t_r und t_c sind nicht wesentlich verändert gegen die der Curare-Muskeln. Bemerkenswerth ist noch, dass die Con-

traktionsdauer im Allgemeinen sich den kleineren Werthen zuneigt, was der Sommertemperatur zuzuschreiben ist; ferner dass in Versuch X u. XI, wo mit den stärksten Strömen gereizt wurde, die Dauer der latenten Reizung etwas verkürzt erscheint.

§ 18. Ergebniss der Versuche.

Was nun die Geschwindigkeiten der Contraktionswelle und der Reizwelle anbetrifft, so kommen die entsprechenden Mittelwerthe 3,9 und 2,9 M. einander schon um vieles näher, als die Aeby'sche Zahl dem Werthe 2,9. Jetzt könnte es sogar scheinen, als ob die Contraktionswelle schneller liefe als die Reizwelle, so dass die erstere die letztere bei der Fortpflanzung überholen müsste. Allein dies ist noch weit unwahrscheinlicher als das Umgekehrte, was aus der Annahme des Aeby'schen Werthes folgte.

Man wird desshalb die Ansicht, dass beide Werthe für jeden einzelnen Fall identisch sind, als berechtigt ansehen, und es für wahrscheinlich halten, dass die gefundene Differenz nur aus Versuchsfehlern und der Verschiedenheit der angewandten Versuchsmethoden entspringt. Da nun die Werthe für die Geschwindigkeit der Reizwelle den Werth 3 häufig übersteigen, und umgekehrt die Werthe für die Geschwindigkeit der Contraktionswelle häufig von 4 bis nahe an 3 M. herabsinken, so wird man wohl der Wahrheit am nächsten kommen, wenn man die Geschwindigkeit der Reizwelle und Contraktionswelle von Froschmuskeln zu 3—4 M. annimmt.

§ 19. Verhalten der Contraktionswelle und Reizwelle zu einander.

Nachdem wir es nun im Vorhergehenden zur Gewissheit gemacht haben, dass Reizwelle und Contraktionswelle in der Muskelfaser ein und dieselbe Geschwindigkeit haben, müssen wir zum Schluss einen Rückblick thun auf das Verhältniss, in welchem diese beiden Vorgänge zu einander stehen, so weit wir dies nach unsern bisherigen Ergebnissen übersehen können. Es kann nun jetzt keinem Zweifel mehr unterliegen, dass beide Vorgänge in einem causalen Zusammenhange mit einander stehen. Denn jeder Reiz, das wissen wir, erzeugt in der Muskelfaser sowohl negative Schwankung als Zuckung. Der Reiz mag ein noch so verschiedenartiger sein, seine Aenderung in der Zeit mag noch so complicirt sein, wie z. B. chemische, thermische

und mechanische Reizung, immer müssen wir annehmen, dass der elementare Vorgang, aus welchem sich die ganze Erscheinung zusammensetzt, aus der Reizwelle und der Contraktionswelle besteht. Man wird sich bereits gefragt haben, wie denn bei tetanischen und unregelmässig tetanischen Zusammenziehungen des Muskels sich das zeitliche Verhältniss der elektrischen und der mechanischen Veränderungen des Muskels zu einander gestaltet. Allerdings sind Contraktionen, wie sie z. B. durch Reizung mittels Kochsalzlösung von Nerven oder Muskeln aus entstehen, ausserordentlich ungeordnet und es dürfte schwer sein, experimentell diese Contraktion und die sie verursachende Reizung in ihre Einzelbestandtheile zu zerlegen. Aber wir müssen annehmen, dass auch die chemische Reizung keine continuirliche ist, sondern aus einzelnen Reizmomenten besteht, von denen wir nicht sagen können, wie nahe sie einander liegen. Dann aber entspricht auch jedem Reizmoment eine Reizwelle und jeder Reizwelle folgt dann eine Contraktionswelle. Letztere aber werden sich, wenn sie schnell folgen, zu einem Tetanus combiniren und dem Ganzen den Anschein geben, als ob die Reizung selbst eine continuirliche sei.

Es ist nicht uninteressant, zu fragen, wie der Ablauf der Erregungen in einem Muskel sich gestaltet, der durch chemischen Reiz in Zuckungen verfällt. Nehmen wir z. B. ein Nervmuskelpräparat, und erregen den Nerven durch Kochsalzlösung, so entstehen im Muskel länger andauernde unregelmässige tetanische Zusammenziehungen. Würden wir die Curven derselben nach bekannten Methoden aufschreiben, so würde es vielleicht möglich sein, einzelne Contraktionswellen herauszuerkennen, aber im Ganzen werden wir daran den Verlauf der Erregung nicht zergliedern können. Die einzige Möglichkeit, dies zu erreichen, würde die Beobachtung der negativen Schwankung dieses Muskels bieten, und zwar die Beobachtung des ganzen zeitlichen Verlaufes der negativen Schwankung in der von uns angewendeten Methode; nur dürfte die Ausführung, wie man sieht, manche Schwierigkeiten haben, da es sich darum handelt, kleine Zeiten dieses Verlaufes, die sich sehr nahe liegen, herauszuschneiden.

Ganz ebenso müssen wir uns den Vorgang bei willkührlichen Bewegungen der Muskeln während des Lebens vorstellen. Die willkührlichen Contraktionen der Muskeln sind ihrem Wesen nach tetanische, d. h. sie bestehen nicht aus einzelnen Zuckungen, sondern aus einer Summation von Zuckungen, wodurch jede Art unserer Körper-

bewegungen zusammengesetzt ist. Betrachten wir den einfachsten Fall, eine dauernde und gleichmässige Verkürzung eines Muskels durch den Willen, so wissen wir aus den schönen Versuchen von Helmholtz über den Muskelton, dass dabei höchstens 32 Erregungen in der Secunde stattfinden. Unsere Centralorgane des Nervensystems theilen also den motorischen Nerven 32 Erregungen in der Secunde mit. 32 Reizwellen in der Secunde werden daher im Nerven entstehen und ebenso 32 Reizwellen im Muskel. Die diesen Reizwellen entsprechenden Contraktionswellen summiren sich nun zu einer dauernden Zusammenziehung, die Reizwellen aber bleiben nach unserer Beobachtung isolirt von einander. Es wäre in der That interessant und vielleicht auch ausführbar, diese bestimmte Zahl von Reizwellen im Muskel bei der willkührlichen Contraktion mit Hülfe der negativen Schwankung nachzuweisen.

Wir können also mit vollem Rechte Reizwelle und Contraktionswelle als die elementaren Vorgänge betrachten, aus denen jede Erregung einer Muskelfaser, mag sie äusserlich noch so complicirt erscheinen, zusammengesetzt ist. Daher müssen wir die durch einen momentanen Reiz erzeugte Reizwelle und Contraktionswelle als die Fundamentalerscheinung bezeichnen, an der wir allein die Gesetze der Erregung in der Muskelfaser studiren können.

Bereits haben wir festgestellt, dass Reizwelle und Contraktionswelle eine ganz bestimmte zeitliche Aufeinanderfolge besitzen, dass ihre Geschwindigkeit in der Muskelfaser ein und dieselbe ist. Diese Thatsachen genügen vollständig, um einen causalen Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen anzunehmen. Denn wir können sagen, es existirt keine Contraktionswelle in der Muskelfaser, wenn nicht eine Reizwelle vorangegangen ist, und umgekehrt, es folgt unbedingt einer einzelnen Reizwelle auch eine einzelne Contraktionswelle, mag die Ursache der Erregung sein, welche sie will. Wir können demnach den Satz hinstellen: Die Reizwelle ist die nothwendige Vorbedingung der Contraktionswelle. Ein jedes Element einer Muskelfaser muss erst den Process der negativen Schwankung vollendet haben, bevor es in den Zustand der Contraktion eintritt.

§. 20. Weitere Bemerkungen über dieses Verhalten.

Wir müssen nun nach unsern Messungen der Contraktionswelle nochmals auf die Zahlenwerthe zurückkommen, welche das zeitliche

und räumliche Verhältniss der Reizwelle und Contraktionswelle ausdrücken. In Figur 6 haben wir diese beiden in einer Muskelfaser ablaufenden Vorgänge graphisch dargestellt. Die Reizwelle *m n o* besitzt nach den angestellten Versuchen eine Länge von im Mittel 10 mm. Nach dem Verschwinden der Reizwelle in einem Element der Faser tritt nicht sofort die Contraktion auf, weil die Dauer der Reizwelle bei weitem kleiner ist, als das Stadium der latenten Reizung. Die latente Reizung schwankt nach den von uns angestellten Versuchen zwischen den Werthen 0,015 bis 0,023 Secunden. Nehmen wir nun ferner die übereinstimmenden Geschwindigkeiten der Reizwelle und Contraktionswelle zu 3 bis 4 Meter in 1 Secunde an, so wird die Reizwelle innerhalb des Zeitraumes der latenten Reizung eine Strecke von 45 bis 92 mm. in der Faser zurückgelegt haben. Wenn also im Punkte *p* ein Reiz stattfindet, so befindet sich nach dem Studium der latenten Reizung die Reizwelle bereits in einer Entfernung *p m*, welche den eben genannten Zahlen entspricht. In diesem Moment erst erhebt sich die Contraktionswelle *w* in dem Punkte *p* und läuft hinter der Reizwelle her. Die Längen beider Wellen sind beträchlich verschieden. Während die der Reizwelle um 10 mm. schwankt, liegt die der Contraktionswelle zwischen 198,5 und 380 mm. Dieser letztere für Froschmuskeln gefundene Werth ist so gross, dass bei der geringen Länge dieser Muskeln nur ein kleiner Theil der Contraktionswelle den ganzen Muskel einnimmt. Dies ist aber, wie man einsicht, für den Ablauf des Vorganges von gar keinem Belang. Jedenfalls würde in langen Muskeln grosser Thiere und des Menschen eine ganze Contraktionswelle Platz finden, wenn ihre Länge von den bei Fröschen gefundenen Werthen nicht erheblich abweicht.

Eine anderweitige der Reiz- und Contraktionswelle gemeinsame Eigenschaft ist die Veränderung beider während der Fortpflanzung. Wir haben festgestellt, dass die Reizwelle bei ihrer Fortpflanzung an Höhe abnimmt. Auch für die Contraktionswelle ergab sich dasselbe aus unsern Versuchen. Wir constatiren an diesem Orte nur diese Uebereinstimmung, ohne auf die Bedeutung derselben einzugehen. Erst nach weiteren Versuchen werden wir im Stande sein, den Sinn derselben zu begreifen.

Noch ein Umstand bedarf der Besprechung. Wir haben in den Versuchen über den Verlauf der Reizwelle in der Muskelfaser den Muskel im Mittel 10 mal in der Secunde gereizt. Diese Zahl liegt

gerade auf derjenigen Grenze, bei welcher die Zusammenziehung des Muskels anfängt in Tetanus überzugehen. Manchmal beobachtete man daher in den Versuchen eine continuirliche Zusammenziehung, manchmal konnte man die einzelnen Zuckungen von einander mit dem Auge noch unterscheiden. Nun liegt die Dauer der Contraktionswelle nach der Tabelle Seite 87 zwischen 0,0533 u. 0,0984″, sie erreicht also in einigen Fällen ungefähr $^1/_{10}$ Secunde. Rechnen wir hierzu noch die Dauer der latenten Reizung, so kann für die Zeit vom Reize bis zum Ende der Contraktionswelle an dem gereizten Punkte sich eine grössere Zeit als $^1/_{10}$ Secunde ergeben. Wenn nun mehr als 10 Reize in der Secunde folgen, so wird jeder neue Reiz in das Ende der vorhergehenden Contraktionswelle fallen. Unter diesen Umständen pflanzt sich die Reizwelle innerhalb der vorangehenden Contractionswelle fort. Wir haben nun keine Veranlassung zu der Annahme, dass sich diese Vorgänge wesentlich stören. Wir finden keinen Unterschied in dem Auftreten der negativen Schwankung bei einzelnen getrennten Zuckungen oder beim constanten Tetanus. Wir müssen daher aussprechen, dass der Zustand der Contraktion keinen wesentlichen Einfluss auf den Ablauf der negativen Schwankung hat, dass also *die Reizwelle in der contrahirten und nicht contrahirten Faser sich in ein und derselben Weise fortpflanzt.*

Abschnitt III.

Ueber den Zusammenhang der Erregung mit der Reizwelle des Nerven und Muskels.



1.

Verhalten des Nerven und Muskels gegen sehr schnell folgende Reize.

§ 1. Einleitung.

Da wir nach den vorangegangenen Untersuchungen wissen, dass der Erregungszustand in der Nerven- und Muskelfaser in Form der Reizwelle sich fortpflanzt und auch die Länge und Geschwindigkeit dieser Welle kennen, so drängt sich uns die weitere Frage auf, in welchem Verhältniss die Thätigkeit des Nerven und Muskels mit der Häufigkeit der aufeinanderfolgenden Reizwellen wächst. Lassen wir

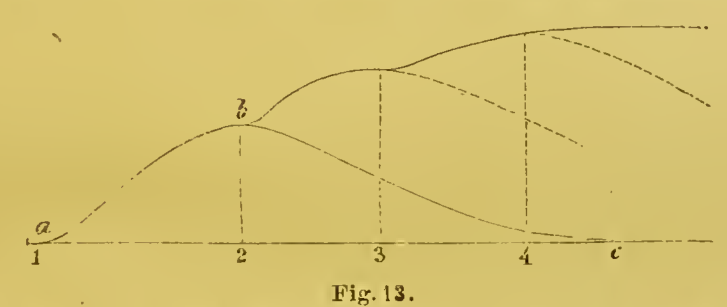


Fig. 13.

nämlich nur einen einzelnen Reiz auf eine Stelle des Muskels einwirken, so folgt der entstehenden Reizwelle nach jeder Richtung nur eine einzige Contraktionswelle. Wenden wir aber eine Reihe von Reizen an, so geräth der Muskel in einen dauernd contrahirten Zustand, sobald die Zahl der Reize in der Zeiteinheit eine gewisse Grösse erreicht. Der Muskel befindet sich dann in dem Zustande des Tetanus.

Aus den Versuchen von Helmholtz über die Summation von Zuckungen lässt sich theoretisch ableiten, wie schnell die Reize einander folgen müssen, um einen continuirlichen Tetanus zu erzeugen.

Es sei in obenstehender Figur die Curve $a\ b\ c$ die gewöhnliche Zuckungscurve, welche ein zuckender Muskel auf einen rotirenden Cylinder schreibt. Auf diese Curve kann nach den Beobachtungen von Helmholtz in jedem beliebigen Punkt eine zweite Curve sich

aufsetzen, sobald ein zweiter Reiz einwirkt. Wenn z. B. nach dem ersten Reize ein zweiter nachfolgt, welcher im Moment 2, in welchem die erste Zuckung ihr Maximum erreicht hat, eine zweite Zuckung erzeugt, so wird vom Punkte *b* aus eine zweite Curve in die Höhe steigen. Wenn nun in deren Maximum im Moment 3 durch einen dritten Reiz eine dritte Zuckung entsteht, so setzt sich die dritte Curve in derselben Weise auf. Folgen in denselben Zeiträumen fortdauernd neue Reize, so kann man sich diesen Vorgang fortgesetzt denken, und indem die späteren Curven immer niedriger werden, erreicht schliesslich die Zuckungshöhe ein Maximum, welches sie, abgesehen von der Ermüdung des Muskels, continuirlich innehält. Man sieht leicht ein, dass wenn die Zeiträume zwischen den Reizen grösser sind, als die Zeit vom Anfang bis zum Maximum einer Zuckung, dann kein continuirlicher Tetanus zu Stande kommt, da der Muskel Zeit hat, sich zwischen zwei folgenden Reizen wieder auszudehnen. Folgen die Reize sogar in kürzeren Zeiten als eben angegeben aufeinander, so wird der Tetanus selbstverständlich ein continuirlicher sein.

Wenn wir nun die Intervalle aufeinanderfolgender Reize noch kleiner wählen, so würden wir zunächst an die Grenze gelangen, welche die Dauer der latenten Reizung einschliesst. Auch hier wissen wir aus Versuchen von Helmholtz, dass eine Summation der Erregung eintritt, wenn zwei Reize innerhalb dieser Grenze einander folgen und die Zwischenzeit der Reize grösser als $^1/_{500}$ Sec. ist.

Aus diesem Resultat geht noch nicht hervor, ob die ihm zu Grunde liegende Ursache in den Eigenschaften des Muskels oder des Nerven liege. Es wäre daher wünschenswerth, dass diese Versuche auch an curarisirten Muskeln angestellt würden, wozu ich bisher noch keine Zeit gefunden habe. In Folgendem wollen wir nun noch einen Schritt weiter gehen und die Schnelligkeit aufeinanderfolgender Reize soweit steigern, als es experimentell ausführbar ist, und wollen zunächst das Resultat ihrer Wirkungen auf Nerv und Muskel registriren. Erst nachdem dies geschehen, werden wir die hierher gehörigen Fragen allgemeiner behandeln können.

§ 2. Beschreibung eines Apparates zur Erzeugung schnell folgender Stromunterbrechungen.

Nach dem Princip des Wagner'schen Hammer's construirte ich einen Apparat, welcher nach Art der electromagnetischen Stimm-

gabeln von Helmholtz Stromunterbrechungen lieferte. Es kam mir dabei hauptsächlich darauf an, die Zahl der Unterbrechungen in der Secunde soweit als möglich zu steigern, und ausserdem auf bequeme Weise diese Zahl schnell wechseln zu können.

Tafel III u. IV zeigen zwei aufeinander senkrechte Durchschnitte des Instrumentes. Ein eiserner Bügel *B* 15 cm. hoch, 20,5 cm. lang bildet mit dem Balken *K* einen festen Rahmen, der auf einem Querbalken *Q* ruht. Das Ganze steht auf 3 Stellschrauben. Der obere Theil des Bügels trägt einen Electromagneten *M*, dessen Eisenkern durch die Schraube s herauf und herunter gestellt werden kann, indem er sich in seiner Hülse frei bewegt. Der Kern ist innerhalb der Windungen der Länge nach kreuzweise gespalten, um dadurch das Verschwinden des Magnetismus in demselben zu beschleunigen. Unterhalb des Magneten befindet sich eine Feder aus Stahl *F*, durch deren Schwingungen die Unterbrechungen des Stromes erzeugt werden. Sie ist in der Vorrichtung *V* festgeklemmt. Diese befindet sich auf einer Schiene *Sch*, welche sich auf dem Balken *K* schiebt, auf dem sie durch eine Schraube *A* festgestellt werden kann. Indem man die Vorrichtung *V* und die Feder in ihr verschiebt, kann man den schwingenden Theil der Feder unterhalb des Magneten verlängern und verkürzen. Dieser Theil trägt an seinem freien Ende eine Platinspitze, die durch Berührung mit Quecksilber den Contakt herstellt. Das Quecksilber befindet sich in dem Glasgefäss *q*, welches auf der Messingsäule *L* sitzt. Diese wird mit Hülfe der Schraube auf und niedergeschraubt. Durch das Stück Kammmasse *G* ist diese ganze Vorrichtung sammt dem Quecksilber von dem übrigen Apparate isolirt. Man führt nun den Strom zur Klemmschraube 1, durch die Windungen des Electromagneten zur Klemme 2, von dort durch einen Drath zur Klemme 3 der Vorrichtung *V*. Der Strom geht dann durch die Platinspitze der Feder zum Quecksilber und wird von der Klemme 4 zur Batterie zurückgeleitet.

Wenn man den Apparat in Thätigkeit setzen will, so schraubt man das Quecksilbergefäss langsam in die Höhe, bis die Metallspitze die Oberfläche des Quecksilbers gerade berührt. Dann beginnt das Spiel der Feder entweder von selbst, namentlich bei langsameren Schwingungen, oder es genügt ein leichter Anstoss, um es zu erzeugen. Zur Vermeidung der Funken, die durch den Oeffnungsstrom der magnetisirenden Spirale entstehen, sind mit den Klemmen 1 u. 2 zwei Platinplättchen verbunden, die in zwei mit angesäuertem Wasser

gefüllte Becher eintauchen, die wiederum durch eine mit dieser Flüssigkeit gefüllte Röhre von 24 cm. Länge und 6 mm. Lumen in Verbindung stehen. Diese Nebenschliessung habe ich in den meisten Fällen ausreichend gefunden, und zugleich besitzt sie den nöthigen Widerstand, um den Strom in der Spirale nicht erheblich zu schwächen. Um auch den Verbrennungsfunken zu beseitigen, giesst man auf das Quecksilber eine Schicht Alkohol. Bei diesen Vorsichtsmassregeln bleibt dann die Oberfläche des Quecksilbers für eine geraume Zeit rein genug, um die Schwingungen nicht zu stören. Von Zeit zu Zeit muss man natürlich den Alkohol erneuern und das Quecksilber mit einem Pinsel abfegen.

Je nach der Zahl der Unterbrechungen in der Secunde muss man die Stärke der Batterie variiren. Für eine geringere Zahl derselben genügen mehrere Daniell, für eine höhere Unterbrechungs-Zahl wende ich mehrere grosse Grove'sche Elemente an. Der von der schwingenden Feder erzeugte Ton ist vollkommen rein und gleichmässig, so dass man mit Hülfe von Stimmgabeln die Schwingungszahl bestimmen kann. Man kann desshalb den Apparat auch zu akustischen Versuchen benutzen, und ich möchte ihm daher den Namen „akustischer Stromunterbrecher" geben. Ich benutze eine Anzahl Federn von verschiedner Dicke, die mit einer Platinspitze versehen sind. Für tiefe Töne nimmt man am besten dünnere von $^1/_8$—$^1/_2$ mm. Dicke. Eine $1^1/_2$ mm. dicke Feder giebt mir bei einer Länge des schwingenden Theiles von 17 mm. einen Ton von circa 1380 Schwingungen beinahe das 3 gestrichene *f*, der höchste Ton, den ich bis jetzt mit diesem Instrument habe erzeugen können. Ein weiteres Steigern der Tonhöhe scheint daran zu scheitern, dass das Quecksilber in eigne Schwingungen geräth. Man vernimmt dann ein eigenthümliches Trommeln und bemerkt gleichzeitig eine stärkere Funkenbildung.

§. 3. Reizversuche mit schnell folgenden Strömen. Die Anfangszuckung.

Ich berichte nun zunächst über einige Versuche, welche ich mit Hülfe einer von mir selbst zusammengestellten Vorrichtung, welche im Wesentlichen dieselben Dienste leistete, wie der oben beschriebene Apparat, ausgeführt habe. Die Anordnung dieser Versuche war im Allgemeinen folgende, wie sie in Fig. 14 (S. 101) dargestellt ist. *A* veranschaulicht die wesentlichen Theile des stromunterbrechenden Apparates. Der Strom der Batterie *B* geht durch die Rolle des

Electromagneten zur Feder F, zum Quecksilber q und dann durch die primäre Spirale $p\,s$. Die Nebenleitung zum Electromagneten A ist hier in der Zeichnung fortgelassen, muss aber selbstverständlich immer angebracht sein. Eine zweite Nebenschliessung, bestehend aus einem mehrere Fuss langen dünnen Kupferdraht, erhält ferner die primäre Spirale, aus der die Eisenkerne entfernt sind, und zwar aus zwei Gründen. Erstens soll sie den Oeffnungsfunken dieser Spirale, der auch vom Quecksilber zur Feder überspringen würde, fortnehmen, und zweitens soll sie bewirken, dass der Strom in der Spirale beim Oeffnen annähernd in derselben Curve auf Null herabsinkt, in der er

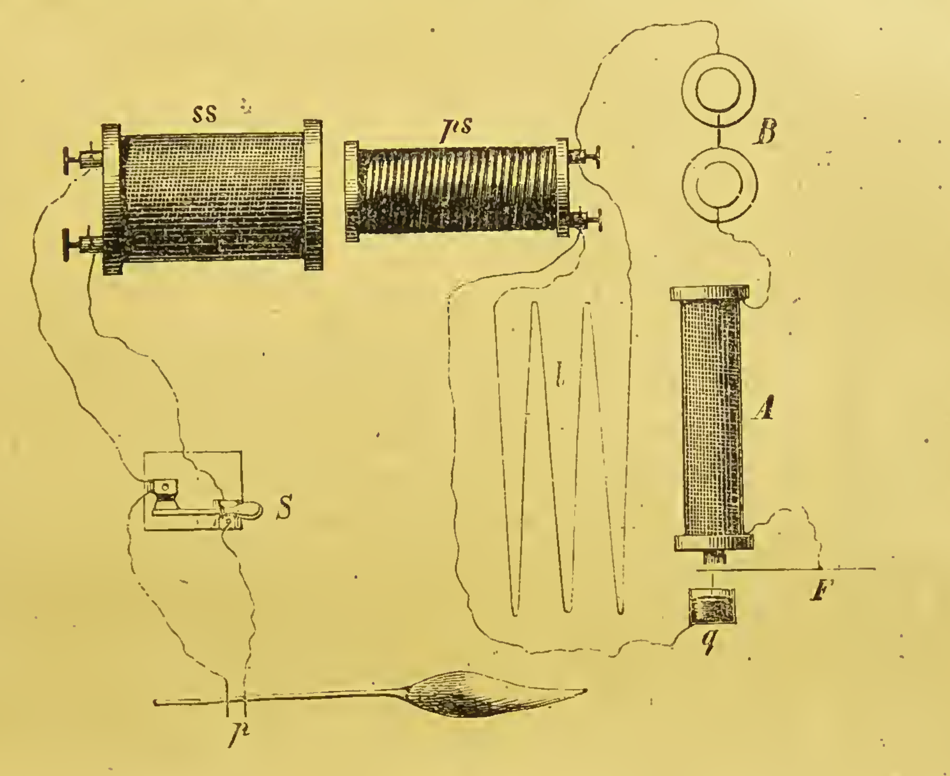


Fig 14.

bei der Schliessung aufsteigt. Hierdurch erreicht man es, dass der Schliessungs- und Oeffnungsinductionsstrom in der secundären Spirale *ss* einen annähernd gleichen Verlauf erhalten, folglich gleich stark erregend auf den Nerven einwirken.

Versuch I.

Die Feder macht 880 Schwingungen in der Secunde. Der Nerv eines stromprüfenden Froschschenkels liegt auf den Electroden $p\,p$. Durch Oeffnung des Schlüssels S werden die Ströme der sekundären Spirale dem Nerven zugeleitet. $p\,p = 2$ mm.

Da die Nebenleitung l zur primären Spirale die Ströme in derselben sehr abschwächt, so entstehen bei grösserer Entfernung der beiden Inductionsspiralen von einander im Schenkel noch keine Zuckungen. Nähert man nun allmählig die secundäre Spirale der primären, so gelangt man, wie dies immer der Fall ist, zu einer Grenze, an welcher bei Oeffnung des Schlüssels S eben eine Wirkung sich zeigt. Nun bemerkt man aber eine von dem gewöhnlichen Verhalten abweichende Erscheinung. Es tritt nämlich die Wirkung nicht mit einem schwachen Tetanus auf, sondern mit einer deutlichen einfachen Zuckung, die in dem Moment, in welchem man den Schlüssel öffnet, erfolgt. Während man den Schlüssel offen lässt, bleibt der Schenkel in Ruhe, und beim Schliessen desselben ist keine Zuckung wahrzunehmen. Diese Erscheinung bleibt nun dieselbe, wenn man die Spiralen noch um Einiges nähert, indem die erwähnte Zuckung, welche ich in Folgendem die „Anfangszuckung" nennen will, immer stärker wird. Sehr bald erreicht man aber beim Vorschieben der secundären Spirale eine Grenze, bei welcher der sehr starken Anfangszuckung ein schwacher Tetanus nachfolgt, und schiebt man die Rollen noch weiter übereinander, so erhält man einen kräftigen Tetanus. Ich unterlasse es zunächst, Zahlen für die Rollenentfernungen anzugeben, innerhalb deren die Anfangszuckung erscheint, weil diese nach der Empfänglichkeit der Präparate und der Stärke der angewandten Ströme natürlich sehr wechselt. Ich beschränke mich vorerst auf die nähere Untersuchung des angeführten Factums an sich.

Es drängt sich nämlich vor Allem die Frage auf, ob die beobachtete Erscheinung wirklich eine physiologische oder eine physikalische sei; d. h. ob sie in einer Eigenschaft des physiologischen Präparats ihren Grund habe oder ob sie von einem physikalischen Vorgang innerhalb der sekundären Rolle Kunde gebe. In dem angeführten Versuche wird allerdings der Kreis der sekundären Rolle einer nicht unbeträchtlichen Aenderung unterworfen, denn indem man den Schlüssel S zum Tetanisiren öffnet, vergrössert man den Leitungswiderstand in diesem Kreise durch die Einschaltung des Nerven sehr bedeutend. In diesem Moment der Oeffnung müssen nun die Ströme der sekundären Spirale plötzlich schwächer werden. Diese plötzliche Aenderung muss wiederum auf die primäre Rolle zurückwirken, und es könnte also in Folge dessen im Momente der Oeffnung des Schlüssels S auch in der secundären Rolle ein Vorgang stattfinden, welcher die Anfangszuckung erzeugt.

Um diese Frage zu entscheiden, stellte ich den Versuch unter verschiedenen Modificationen an.

Zuerst wurde der Kreis der sekundären Rolle, wie dies Fig. 15 zeigt, direkt mit dem Nerven verbunden und konnte in Quecksilber geöffnet und geschlossen werden. Auch hier war der Erfolg des Versuches ganz derselbe, indem Anfangszuckungen beim Schliessen des Kreises erschienen; Nichts beim Oeffnen. Aber auch bei dieser Einrichtung gilt ein ähnlicher Einwand, wie bei der ersteren, denn indem man den Kreis der sekundären Rolle öffnet und schliesst, verändert man deren Einwirkung auf die primäre.

Ich schaltete nun, wie es Fig. 16 zeigt, in den Kreis der secundären Rolle ein abgeschnittenes 30 mm. langes Nervenstück ein, und verband die Electroden des Präparates, die nur 2 mm. Abstand hatten, mit dem Schlüssel S_1. Beim Oeffnen dieses Schlüssels wurde

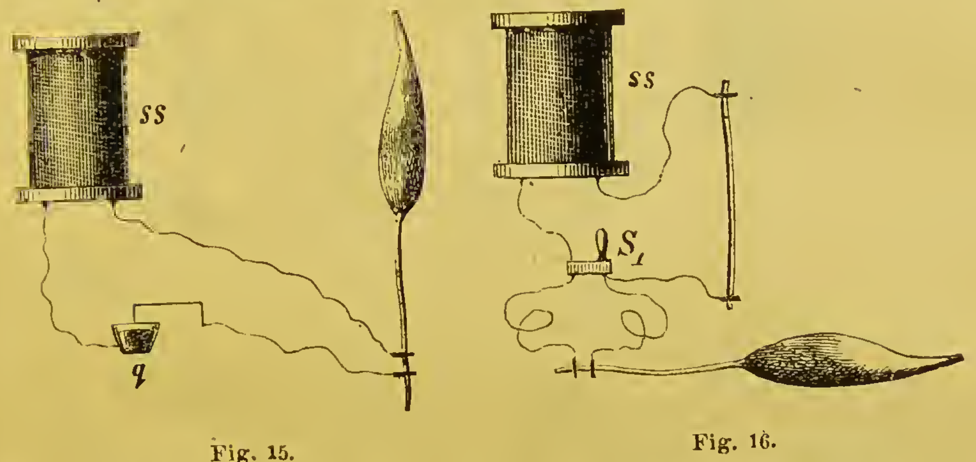


Fig. 15. Fig. 16.

daher der Widerstand des sekundären Kreises nur unerheblich geändert. Trotzdem trat aber auch hier die beobachtete Erscheinung mit derselben Deutlichkeit ein.

Die vierte Anordnung, deren ich mich zu demselben Zwecke bediente, ist in Fig. 17 (S. 104) dargestellt. Die Ströme der sekundären Spirale gleichen sich fortdauernd durch ein Rheochord *Rh* ab (du Bois'sches Rheochord von Sauerwald), dessen ganzer Widerstand eingeschaltet war. Ein Nebenstrom konnte von Rheochord aus durch den Nerven geleitet werden. Auch hier stellte sich die Anfangszuckung mit derselben Regelmässigkeit ein, wie in den vorhergehenden Versuchen, obgleich die Schliessung des Nervenkreises hier nur von sehr geringem Einfluss auf die sekundäre Rolle sein konnte.

Alle die bisher angegebenen Anordnungen sind indess nicht

ganz frei von dem Verdacht, dass die Anfangszuckung mit einem Vorgang in der sekundären Rolle zusammenhänge, denn ganz ausgeschlossen bleibt auch bei der letzten Anordnung eine solche Möglichkeit nicht. Ich suchte daher nach einem strengen entscheidenden Beweis für das Gegentheil, und glaube in folgenden Versuchen das Experimentum crucis gefunden zu haben.

Ich stellte eine Anordnung her, die in Fig. 18 dargestellt ist. Die sekundäre Rolle kann, wie man sieht, durch zwei Kreise geschlossen werden. In jedem befindet sich ein Präparat eingeschaltet, die möglichst schnell einem Thiere entnommen sind, und die mit gleichen, also nahezu gleich erregbaren Stellen den Electroden aufgelegt werden. Wird nun, während der Apparat im Gang ist, der Kreis

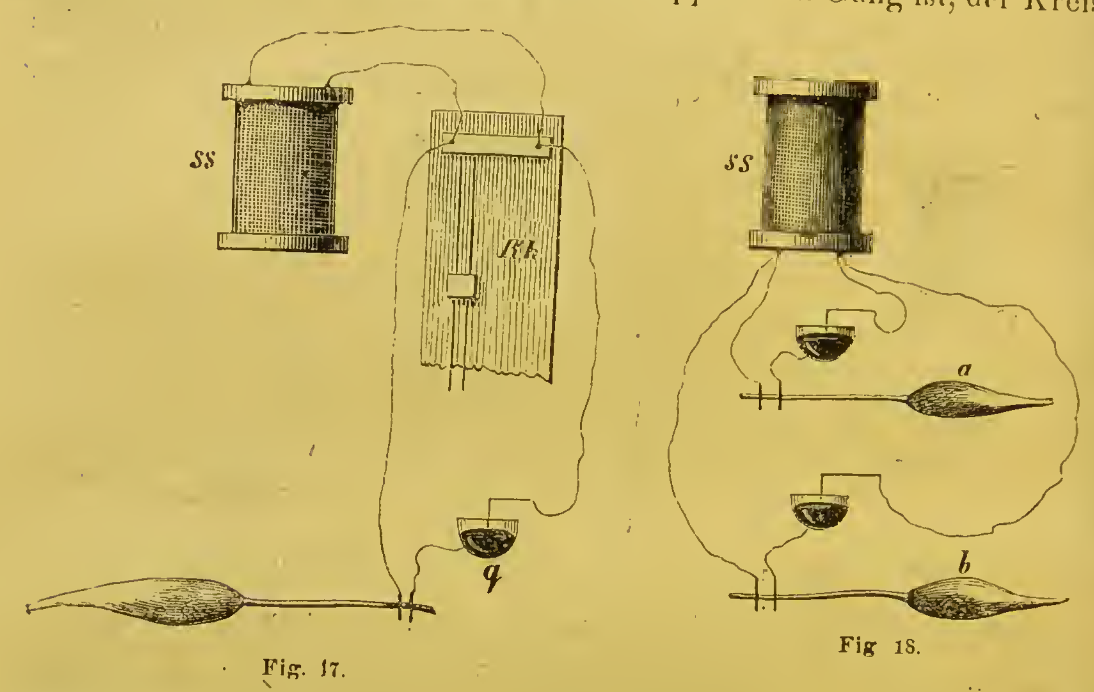


Fig. 17.

Fig. 18.

des Präparates *a* geschlossen, so giebt nur Muskel *a* die Anfangszuckung; schliesst man nun, indem man den Kreis von *a* geschlossen lässt, den Kreis von *b*, so giebt nur der Muskel *b* die Anfangszuckung und *a* bleibt dabei vollständig in Ruhe. Dies scheint mir zu beweisen, dass die Anfangszuckung nicht von einem Vorgang in der sekundären Spirale abhängig ist. Denn wäre dies der Fall, so müsste in dem eben angegebenen Versuch beim Schliessen des Kreises von *b* die Anfangszuckung nicht nur im Muskel *b*, sondern auch gleichzeitig im Muskel *a* erscheinen, da es nicht einzusehen ist, wesshalb ein von der Spirale ausgehender Stromstoss nur durch den Kreis von *b* und nicht auch durch den Kreis von *a* gehen sollte. Dies ist

aber nicht der Fall. Oeffnet man, während der Kreis l geschlossen bleibt, nun den Kreis a und schliesst ihn gleich wieder, so zuckt nur Muskel a, und so kann man oft hintereinander abwechselnd die beiden Muskeln in der beschriebenen Weise einzeln erregen, ohne dass der andre in Miterregung geräth.

Diesen Versuch habe ich noch in einer andern Form angestellt, in welcher er mir durchaus beweiskräftig erscheint. In Fig. 19 enthält der Kreis der sekundären Spirale den Schlüssel S und das Präparat a. Beim Oeffnen des Schlüssels S wird das Präparat b mit in den Kreis der Spirale aufgenommen. Wenn nun der Schlüssel S geschlossen ist und in q der Contakt hergestellt wird, so entsteht unter den angegebenen Versuchsbedingungen in a die Anfangszuckung. Oeffnet man aber den Schlüssel S, so giebt das Präparat b die Anfangszuckung, während a in Ruhe bleibt.

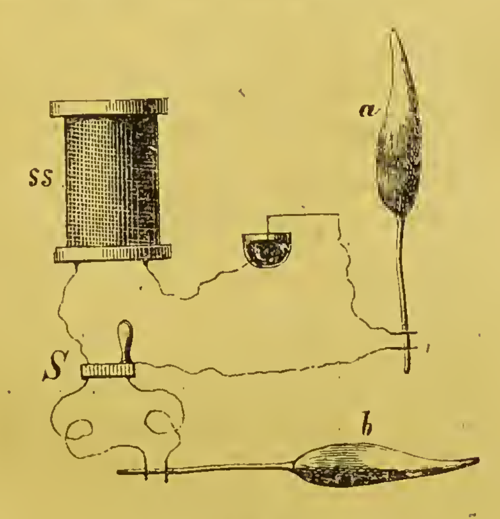


Fig. 19.

Es ist also nun genugsam erwiesen, dass wir es hier mit einer physiologischen Erscheinung zu thun haben. Das physiologische Rheoskop, das wir zu unsern Versuchen angewandt haben, hat somit die merkwürdige Eigenschaft, auf schnell folgende Stromstösse von gewisser Stärke nur im Momente des Hereinbrechens zu antworten, während es, so lange sie andauern, in Ruhe verharrt. Mit dieser Eigenthümlichkeit, die entweder dem Nerven oder dem Muskel oder beiden anhaftet, haben wir uns weiter zu beschäftigen und durch Versuche zu ermitteln, worin sie ihren Grund habe.

In den nun folgenden Versuchen verfuhr ich in der bereits angegebenen Weise, und zugleich wurde die Zahl der Unterbrechungen in einer Secunde stufenweise verringert.

Versuch 2.

Die Feder macht 720 Schwingungen. Deutliche Anfangszuckung.

Versuch 3.

360 Schwingungen. Ebenfalls Anfangszuckung. Die Grenzen der Rollenentfernung, innerhalb deren sie eintritt, ist kleiner als in den vorhergehenden Versuchen.

Versuch 4.

240 Schwingungen. Es treten noch Anfangszuckungen auf.

Versuch 5.

180 Schwingungen. Es sind nur noch Spuren von Anfangszuckungen zu beobachten.

Versuch 6.

120 Schwingungen. An einem Präparate war keine Anfangszuckung zu beobachten. Bei langsamer Annäherung der Rollen manifestirten sich beim Oeffnen des Schlüssels *S* die ersten Zeichen von Erregung durch schwachen Tetanus. Bei einem zweiten Präparat trat sehr selten eine Spur von schwacher Anfangszuckung auf.

Versuch 7.

180 Schwingungen, Spuren von Anfangszuckung,
224 „ deutliche Anfangszuckung,
112 „ keine Anfangszuckung,
150 „ zweifelhafte Spuren von A.-Z.,
186 „ dasselbe,
210 „ sehr schwache Anfangszuckungen,
224 „ Anfangszuckungen, aber schwächer als vorher in Folge der Ermüdung.

Versuch 8.

224 Schwingungen, deutliche Anfangszuckungen,
186 „ A.-Z. tritt zuweilen ein,
138 „ keine A.-Z., der Tetanus beginnt aber mit einer etwas stärkeren Zuckung.

Es wurden nun Versuche gemacht, in denen der Nerv nicht durch Inductionsströme, sondern durch constante Ströme gereizt wurde. Die Anordnung dieser Versuche sieht man in Fig. 20 (S. 107) Der Strom der Batterie *B* geht durch den unterbrechenden Apparat in der bekannten Weise und ausserdem durch ein Rheochord *Rh*,

das aus einem Eisendrath von 5′ Länge und $^3/_4$ mm. Dicke bestand. Von diesem wurden stärkere oder schwächere Zweigströme abgeleitet, um damit den Nerven zu reizen, indem der Punkt *r* dem Punkte *l* genähert und entfernt wurde.

Versuch 8.

Strom absteigend im Nerven. 138 Schwingungen. Bei einer Rheochord-Länge *rl* = 22 cm. tritt zuerst die Anfangszuckung auf. Bleibt bis *rl* = 26; von hier ab Tetanus.

112 Schwingungen. Unsicheres Auftreten von Anfangszuckungen.

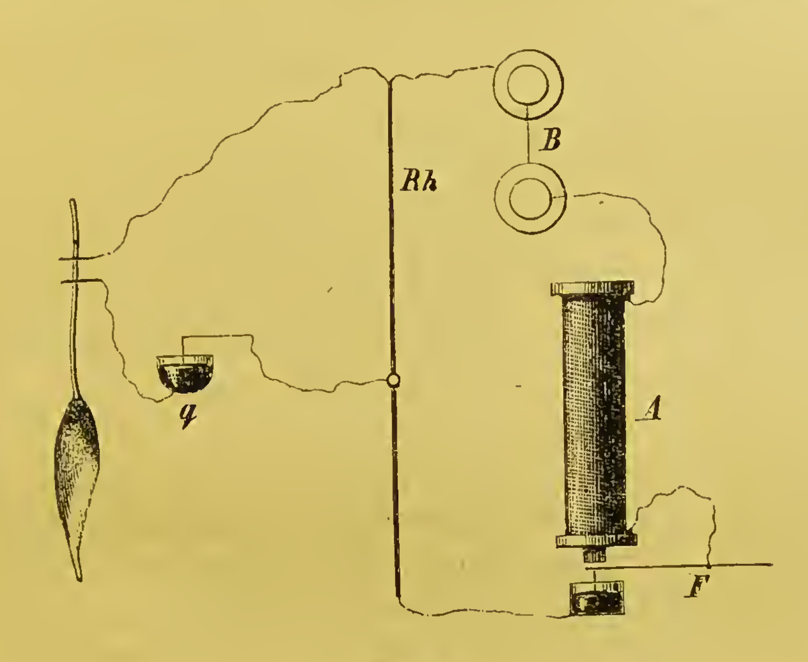


Fig. 20.

Versuch 9.

Strom absteigend. Langsamere, noch hörbare Schwingungen. Keine A.-Z. (Anfangszuckung). Schnellere Schwingungen (zu schwach um hörbar zu sein). Keine A.-Z.

112 Schwingungen deutliche A.-Z., bei *rl* = 48—60 cm.

Aufsteig. Str.

„ „ A.-Z., *rl.* = 57—64 cm.

Absteig. Str.

„ „ A.-Z., *rl* = 55—64 cm., nach $^1/_2$ Stunde giebt das Präparat bei 112 Schw. keine A.-Z. mehr.

Versuch 10.

112 Schwingungen.

A.-Z. tritt ein bei:

Abst. Str.	Aufst. Str.
rl	rl
1) 33—37 cm.	2) 29—33 cm.
3) 31—39 „	4) 31—35 „

Wenn wir nun die bisher mitgetheilten Versuche überblicken, so erkennen wir, dass die A.-Z. am deutlichsten bei den schnellsten Unterbrechungen stattfand, dann mit abnehmender Schwingungszahl der Feder schwächer wurde und schliesslich unterhalb einer gewissen Schwingungszahl ganz verschwindet.

Die Grenze, bei der dies stattfindet, ist keine ganz scharfe, wir haben aber ihre Anfänge namentlich bei Anwendung des constanten Stromes bei 112—180 Schwingungen wahrnehmen können.

Wenn wir nun bedenken, dass bei Anwendung der Inductionsströme eine Schwingung zwei Reizen dem Schliessungs- und Oeffnungsstrome entspricht, und dass wir bei Anwendung des constanten Stromes ebenfalls bei jeder Schwingung zwei Reize durch Schliessung und Oeffnung haben, so ergiebt sich, dass die Erscheinung der A.-Z. bei 224—360 Reizen in der Secunde aufzutreten anfängt.

§ 4. Prüfung der vorangegangenen Versuche.

Bevor ich nun in der Mittheilung weiterer Versuche dieser Art von thierischen Präparaten weiter gehe und die Ursache der wahrgenommenen Erscheinung zu erklären versuche, schiebe ich an dieser Stelle einige Beobachtungen physikalischer Natur ein, die ich nebenbei angestellt habe und die der physiologischen Bedeutung der Anfangszuckung mehr Sicherheit verleihen.

Ich benutzte hierzu den beschriebenen Apparat, und schaltete in die bisherige Anordnung der Versuche statt des Froschschenkels einen Multiplicator ein, während Alles Uebrige in derselben Verbindung blieb. Der Multiplicator, durch welchen nun die Ströme der sekundären Spirale geleitet werden konnten, war ein Instrument, welches zur Beobachtung von Muskelströmen dient, die eine Ablenkung seiner Nadel von 50—80° geben. Um die Wirkung der Ströme auf den Multiplicator zu erhöhen, wurde die gute metallische Nebenschliessung zur primären Spirale ersetzt durch eine Nebenschliessung von verdünnter Schwefelsäure, in welche Platinplatten

eintauchten. Ausserdem wurden in die primäre Spirale Eisenkerne eingelegt. Zur Erzeugung des Stromes dienten zwei Grove'sche Elemente von gewöhnlicher Grösse.

Während nun die schwingende Feder in der Sec. 130 Unterbrechungen machte, wurde der Multiplicator mit der secundären Spirale verbunden, indem dieser Kreis durch Quecksilber geschlossen wurde. Es erfolgte meistens im Moment des Schlusses eine kleine Ablenkung der Nadel von 5^0-8^0, die aber ganz unregelmässig mal die eine mal die entgegengesetzte Richtung einschlug. Zuweilen blieb die Nadel auch ganz in Ruhe. Während der Dauer der Wechselströme stand natürlich, wie vorauszusehen, die Nadel unbeweglich auf dem Nullpunkte.

Beim Oeffnen des Kreises traten meist keine merkbaren Ablenkungen ein. Die zu beobachtenden Ablenkungen waren sehr klein und waren auch wechselnd in ihrer Richtung.

Ich untersuchte nun denselben Vorgang, während ich einen Schlüssel als Nebenschliessung zwischen Multiplicator und sekundärer Rolle einschaltete. Nun bekam ich beim Oeffnen des Schlüssels nur sehr kleine, oft gar keine Ablenkungen, während ich beim Schliessen desselben dieselben Ablenkungen von $5-8^0$ erhielt, welche sich bei der ersten Anordnung gezeigt hatten.

Man könnte nun denken, dass diese am Multiplicator beobachteten Ablenkungen mit der Erscheinung der Anfangszuckung Etwas zu thun hätten, dass diese also doch einen physikalischen Grund hätte. Dass dem aber nicht so ist, zeigen nun die nachfolgenden Beobachtungen, in denen die Unterbrechungsgeschwindigkeit des Apparates gesteigert wurde. Bei einer Zahl von 232 Schwingungen der Feder war die Erscheinung am Multiplicator ungefähr dieselbe, wie die bereits mitgetheilte. Dagegen bei einer Zahl von 406 und dann von 1160 Schwingungen hörte jede Einwirkung der Wechselströme auf die Nadel auf, indem weder Schliessen noch Oeffnen des Kreises auf die eine oder die andere Weise eine Ablenkung erzeugte. So sehen wir also, dass gerade bei der Grenze der Unterbrechungsgeschwindigkeit, bei der die Anfangszuckung erst beginnt sich deutlich auszuprägen, die Nadel des Multiplicators jede Reaktion einstellt, und können demnach überzeugt sein, dass die beobachtete Ablenkung mit der Anfangszuckung in keinem Zusammenhange steht.

Die Ursache der Ausschläge, welche beim Ein- und Austreten der Ströme in den Multiplicator entstanden, wenn die Zahl der

Unterbrechungen nicht sehr gross war, scheint mir darin zu liegen, dass der Moment des Schliessens oder Oeffnens meist nicht zusammen trifft mit dem Beginn eines Stromes, sondern in die Mitte eines solchen fällt. Stellt man sich nun vor, dass immer zwei aufeinanderfolgende Ströme entgegengesetzter Richtung sich aufheben, so wird der erste unvollständig gebliebene Strom als Rest übrig bleiben und in seinem Sinne auf die Nadel wirken. Ganz ebenso kann der letzte Strom mitten in seinem Verlaufe abgebrochen werden, und auch dann bleibt ein wirksamer Rest übrig, der eine Ablenkung nach der einen oder andern Seite erzeugen kann. Ist nun aber die Geschwindigkeit des Stromwechsels eine sehr grosse, so werden diese Wirkungen so klein werden, dass sie für die Beobachtung verschwinden.

Ich erwähne nun ferner noch, dass ich es auch versucht habe, noch auf eine andre Weise Stromunterbrechungen zu erzeugen. Dies geschah mit Hülfe einer Zungenpfeife von 880 Schwingungen. Dieselbe wurde in einen Korkring eingesetzt und durch diesen senkrecht gegen die Zunge ein Platindraht eingesenkt, bis er die Zunge nahezu berührte. Hat dieser die richtige Stellung, so tönt die Pfeife beim Anblasen in ihrem früheren Tone natürlich mit verändertem Timbre. Ich leitete nun den Strom durch Zunge und Draht und stellte damit Versuche ganz in der früheren Weise. Das Resultat war auch hier dasselbe. Sowohl bei Anwendung von Inductionsströmen als auch von constanten Strömen zeigte sich die Erscheinung der Anfangszuckung mit der bereits beobachteten Regelmässigkeit.

§ 5 Versuche an Muskeln mit Curare vergifteter Thiere.

Da es nun durch vielfache Versuche festgestellt war, dass die Anfangszuckung als eine physiologische Erscheinung aufgefasst werden muss, so war die nächste Frage die, ob dieselbe abhängig ist von den physiologischen Eigenschaften des Nerven oder ob sie dem Muskel angehöre. Wir hatten bisher alle Versuche mit dem Nerv-Muskelpräparat angestellt und dessen Nerv der Reizung unterworfen. Es blieb daher übrig zu untersuchen, ob wir zu demselben Resultate gelangen würden, wenn wir die Muskelfaser direkt mit Ausschluss aller Nervenfasern in den Kreis der erregenden Ströme einführen.

Es ist bekannt, dass man durch die Vergiftung eines Thieres mit Curare die Enden der in die Muskelfasern eintretenden Nervenfasern vollständig lähmen kann, so dass auf Reizung eines motorischen Nerven keine Bewegung mehr erfolgt, wohl aber Contraktion ent-

steht, sobald man die Muskeln direkt reizt. Es ist behauptet worden, dass, obgleich der Muskel bei Curare-Vergiftung seine Reizbarkeit behält, er doch nicht ganz indifferent gegen dieses Gift sich verhält, und dass er in seinen physiologischen Eigenschaften durch dasselbe modifizirt werde. Was meine Erfahrungen hierüber anbelangt, so habe ich keinen wesentlichen Einfluss des Giftes auf den Zustand des Muskels wahrgenommen. Ich bin in meinen Versuchen immer so verfahren, dass ich die Frösche mit mässigen, gerade hinreichenden Dosen durch Einspritzung unter die Rückenhaut vergiftete, und das Thier tödtete, wenn eben alle willkührlichen Bewegungen verschwunden waren. Wartet man längere Zeit nach der Vergiftung, bis man das Thier zum Versuch verwendet, so wäre es wohl möglich, dass die Vergiftung auf den Muskel einen Einfluss ausübt. Tödtet man aber den Frosch in dem angegebenen Stadium der Vergiftung, so lässt sich keine Veränderung in den physiologischen Eigenschaften des Muskels constatiren.

Aus den Versuchen des vorangegangenen Abschnittes ging hervor, dass die Vergiftung mit Curare keinen Einfluss auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contraktionswelle hat. Wir haben ferner gesehen, dass an curarisirten Muskeln das Stadium der latenten Reizung innerhalb derselben Grenzen schwankt, wie bei Muskeln unvergifteter Thiere. Auch die Dauer und Länge der Contraktionswelle zeigte sich an curarisirten Muskeln nicht verändert. Was endlich die electromotorischen Eigenschaften des Muskels anbetrifft, so ist vor einiger Zeit durch Röber nachgewiesen worden, dass auch diese durch Curare nicht beeinflusst werden.

In den folgenden Versuchen wurden nun als stromgebende Kette zwei Grove'sche Elemente von gewöhnlicher Grösse benutzt. Da der Muskel an sich eine geringere Erregbarkeit besitzt als der Nerv, und ausserdem sein bei Weitem grösserer Querschnitt die Dichtigkeit des Stromes in der intrapolaren Strecke des inducirten Kreises vermindert, so war es ferner nothwendig, der primären Spirale eine schlechter leitende Nebenschliessung zu geben, welche von der in den zuletzt beschriebenen Versuchen angewandten verdünnten Schwefelsäure gebildet wurde. Ausserdem wurden in die primäre Spirale die Eisenkerne wieder eingelegt, um die Wirkung der Ströme zu verstärken. Hierdurch verliert man allerdings die Sicherheit, ob Schliessungs- und Oeffnungsschlag gleichzeitig erregend wirken. Aber man beeinträchtigt die Brauchbarkeit der Resultate nicht, wenn man

sich bei jedem Versuche durch Schliessen und Oeffnen des primären Kreises mit der Hand von der Wirkungsfähigkeit beider Ströme unterrichtet.

Versuch 1.

Der Sartorius wird im Zusammenhang mit den Knochenstücken unverletzt präparirt. Er wird mit seinem untern Ende über zwei einige Millimeter abstehende Electroden gelegt und befestigt und das herabhängende andre Ende durch einen Haken mit einem kleinen Gewicht beschwert. Ueber den Haken läuft ein als Hebel dienender Glasfaden mit Fahne, der die Zuckungen dem Auge vergrössert.

1160 Schwingungen starke A.-Z., bei R = 8—5 cm.
406 „ deutliche A.-Z., bei R = 6—4½ cm.
Eine neue Stelle des Muskels wird gereizt.
Beginn der A.-Z. bei R = 8,5 cm.
stark bei R = 7 „
noch stärker bei R = 5 „

Versuch 2.

Sartorius.

232 Schwingungen A.-Z. bei R = 14 cm.
A.-Z. stark bei R = 13 cm.
A.-Z. mit nachfolgenden Tetanus bei R 12 cm.
130 Schwingungen Spur von A.-Z. bei R = 15,5
Tetanus bei R = 14,5
Etwas weniger Schwingungen keine A.-Z.
Ton nicht hörbar. Schwacher Tetanus bei R = 15 cm.
starker Tetanus bei R =

Versuch 3.

Sartorius.

130 Schwingungen keine A.-Z.
232 „ schwache A.-Z bei R = 12 cm.
deutliche A.-Z bei R = 12,5 cm.
Tetanus bei R = 11
406 Schwingungen starke A.-Z bei R = 7 cm.

Versuch 4.

Sartorius.

130 Schwingungen Spuren von A.-Z. bei R. = 14,5 cm.
Etwas weniger Schwingungen keine A.-Z.
Ton nicht hörbar.

Im Grossen und Ganzen ist nun das Resultat, welches wir in den eben beschriebenen Versuchen erhalten haben, dasselbe, welches sich am Nerv-Muskel Präparate, dessen Nerv gereizt wurde, darbot. Die Anzahl der Reize in einer Secunde, bei denen die Anfangszuckung auftrat, schwankt in beiden Fällen mehr oder weniger weit um die Zahl 300. Eine genaue Uebereinstimmung und ein präcises Eintreffen der Anfangszuckung wird man unter solchen Verhältnissen nicht erwarten, wenn man bedenkt, von wie vielen Variabeln der Zustand der Nerven- und Muskelfaser abhängig ist.

Es genügt, ihr Eintreten innerhalb gewisser Grenzen der Reizungszahl und das Constante der Erscheinung nachgewiesen zu haben.

§. 6. Ursache der Anfangszuckung.

Aus der angeführten Zahl von Versuchen, welche im Vorhergehenden über die Anfangszuckung mitgetheilt sind, sind wir zu dem überzeugenden Resultat gelangt, dass diese Erscheinung einzig und allein von der physiologischen Beschaffenheit der Muskelfaser abhängig ist, dass sie eintritt sowohl, wenn der Muskel durch den Nerven erregt wird, als auch wenn eine direkte Erregung der Muskelfaser ohne Betheiligung der Nervenfaser stattfindet. Wir glauben daher aussprechen zu dürfen, dass die beobachtete Erscheinung mit den physiologischen Eigenthümlichkeiten der Nervenfaser Nichts zu thun hat. Denn wir haben gesehen, dass Muskeln, deren Nerven durch Curare abgetödtet waren, sich gegen schnellfolgende Reize ebenso verhielten, wie Muskeln deren Nerven intakt geblieben waren. Es ist daher für die in Rede stehende Frage gleichgültig, ob die Muskelfaser durch ein Reizmittel an irgend einem Punkte direkt getroffen werde oder ob die Muskelfaser durch ihr natürliches Erregungsmittel, die Nervenfaser, in den Zustand der Thätigkeit versetzt werde, beide Male beobachteten wir dasselbe Ergebniss; und wir werden daher in unserer weiteren Betrachtung die Nervenfaser zunächst, ganz aus dem Spiele lassen und uns nur auf die Muskelfaser beschränken.

Wenn wir nun die gesetzmässigen Bedingungen, unter denen wir die Anfangszuckung beobachtet haben, erwägen und sie mit den gesetzmässigen Erscheinungen der electromotorischen Eigenschaften der Muskelfaser zusammenhalten, so kann es uns unmöglich entgehen, dass wir zwei constante Zahlen gefunden haben, die in merkwürdiger Uebereinstimmung mit einander zusammenfallen. Bei 224 bis 360 Reizen in der Secunde beginnt das Auftreten der Anfangszuckung. Mit andern Worten ausgedrückt heisst dies: „Wenn nach je $^1/_{224}$ bis $^1/_{360}$ Secunde die Muskelfaser von einem Reize getroffen wird, so beobachtet man die erste Spuren der Anfangszuckung".

Nun erinnern wir uns, dass die Dauer der negativen Schwankung in einem Element der Muskelfaser oder, was dasselbe ausdrückt, die Schwingungsdauer der Reizwelle in der Muskelfaser im Mittel zu 0,004 Sec. gleich $^1/_{250}$ Sec. gefunden wurde. Diese Zahl liegt aber wie man sieht, innerhalb der angegebenen Grenzen von $^1/_{224}$ und $^1/_{360}$ Sec., stimmt also nahe zusammen mit demjenigen Zeitraum, welcher zwischen solchen schnellfolgenden Reizen liegt, welche die ersten Spuren der Anfangszuckung erzeugen; und somit werden wir hiemit folgerichtig zu der Vermuthung geführt, dass die Erscheinung der Anfangszuckung in einem ursächlichen Zusammenhange mit der Dauer der negativen Schwankung in der Muskelfaser stehe.

Verfolgen wir nun diesen Gedankengang weiter, so können wir das Auftreten der Anfangszuckung etwa folgendermassen in diesem Sinne deuten: Wenn zwischen je zwei einanderfolgenden Reizen ein Zeitraum liegt, der grösser ist als die Dauer der negativen Schwankung, so erscheint noch keine Anfangszuckung, sondern nur tetanische Contraktion. Sobald aber dieser Zeitraum die Dauer der negativen Schwankung erreicht, so beginnt die Erscheinung der Anfangszuckung, und sie tritt immer deutlicher hervor je kleiner dieser Zeitraum wird, während in demselben Maasse die tetanisirende Wirkung der schnellfolgenden Reize abnimmt. Allgemein kann man also sagen: Die Anfangszuckung erscheint nur, wenn je zwei Reize schneller folgen als die Zeitdauer der negativen Schwankung beträgt.

Um den Vorgang zu verstehen, der stattfindet, wenn je zwei Reize in der Muskelfaser sehr schnell folgen, müssen wir uns wieder vergegenwärtigen, was wir oben über die Entstehung und die Fortpflanzung der negativen Schwankung in der Muskelfaser gesagt haben. Man denke sich, dass in einem gegebenen Momente ein Punkt

der Muskelfaser von einem Reize getroffen sei, so wird nach $^1/_{250}$ Sec. an diesem Punkte die negative Schwankung abgelaufen sein, und sie hat sich um ein Stück fortgepflanzt, welches sie in $^1/_{250}$ Sec. zurücklegt. Wir haben diesen Vorgang unter dem Bilde der Reizwelle dargestellt, weil sich die Erregung in der Nerven- und Muskelfaser in der Form einer Welle fortpflanzt.

Indem wir nun hier dieser Vorstellung weiter folgen, so ergiebt sich, dass nach einem Zeitraum von $^1/_{250}$ Sec. die Reizwelle sich um ihre eigene Länge fortgepflanzt hat. Wenn nun nach diesem Zeitraum ein zweiter Reiz dem ersten folgt, so wird sich an die erste eine zweite Reizwelle anschliessen, und beide werden dicht hinter einander in der Muskelfaser ablaufen, ohne dass die eine die andere stört. Denken wir uns aber, dass bereits nach einer kürzeren Zeit als $^1/_{250}$ Sec. der zweite Reiz dem ersten folgt, so wird eine zweite negative Schwankung an der gereizten Stelle beginnen, bevor noch die erste ihr Ende erreicht hat. Mit andern Worten, es wird an der gereizten Stelle das Ende der ersten Reizwelle mit dem Anfang der zweiten übereinander fallen. Aber nicht allein an der gereizten Stelle wird dies der Fall sein, sondern beide Reizwellen werden sich in derselben Lage zu einander über die ganze Muskelfaser hin fortpflanzen; und wenn nun dem zweiten ein dritter Reiz u. s. w. Reiz auf Reiz folgt, so werden durch die Muskelfaser Reizwellen hinter einander herlaufen, die sich gegenseitig zum Theil decken.

Zum bessern Verständniss wollen wir den Vorgang wiederum graphisch darstellen. In Figur 21, Seite 116 ist *M M* eine Muskelfaser, die in *d* gereizt wird.

Es mögen nun z. B. ungefähr 500 Reize in einer Sec. einander folgen; dann wird die Reizwelle 1 nach einer gewissen Zeit das andere Ende der Faser erreicht haben. Der Reizwelle 1 folgt aber eine Reizwelle 2, deren Anfang der Zeit nach $^1/_{500}$ Sec. hinter dem der ersten zurückbleibt, also dem Raume nach nur um eine halbe Wellenlänge von dem der ersten entfernt liegt. Das Ende der Welle 1 fällt daher mit dem Anfang von 3 zusammen u. s. w. Kurzum Fig. 21 gibt ein Bild davon, in welcher Weise in dem gegebenen Falle die Reizwellen zur Hälfte sich deckend über die Länge der Muskelfaser verlaufen. Man sieht nun ein, dass dieses Uebereinanderfallen der Reizwellen eintreten wird, sobald je zwei Reize in einem kleineren Zeitraume als $^1/_{250}$ Sec. einander folgen, oder sobald im Mittel mehr als 250 Reize in einer Secunde einwirken.

Wir haben nun in unsern Versuchen die Zahl von 250 Reizen in der Secunde bei Weitem überschritten.

Wir haben es im Maximum bei einer Schwingungszahl der Feder von 1160 Schwingungen sogar auf 2320 Reize in der Secunde gebracht. In allen diesen Versuchen haben wir die auffallende Erscheinung der Anfangszuckung beobachtet, sobald wir uns einer gewissen Zahl von Reizen in der Secunde näherten. Im Allgemeinen fing sie an in ihren ersten Spuren aufzutreten, sobald die Zahl der Reize in der Secunde die Grösse von 250 überschritten hatte, oder auch in manchen Fällen wenn die Zahl der Reize dieser Zahl nahe kam. Man wird es daher wohl für gerechtfertigt halten, wenn wir auf diese Thatsachen gestützt, die Erscheinung der Anfangszuckung in einem Zusammenhang bringen mit der Schwingungsdauer der Reizwelle. Iedenfalls wird man zugeben, dass wenn unsere eben angestellte Betrachtung über den Ablauf der Reizwellen bei sehr schnell folgenden Reizen richtig ist, wir sagen können: „Die Erscheinung der Anfangszuckung des Muskels bei der Erregung durch schnellfolgende Reize fängt an aufzutreten, sobald die entstehenden Reizwellen anfangen einander zu decken.

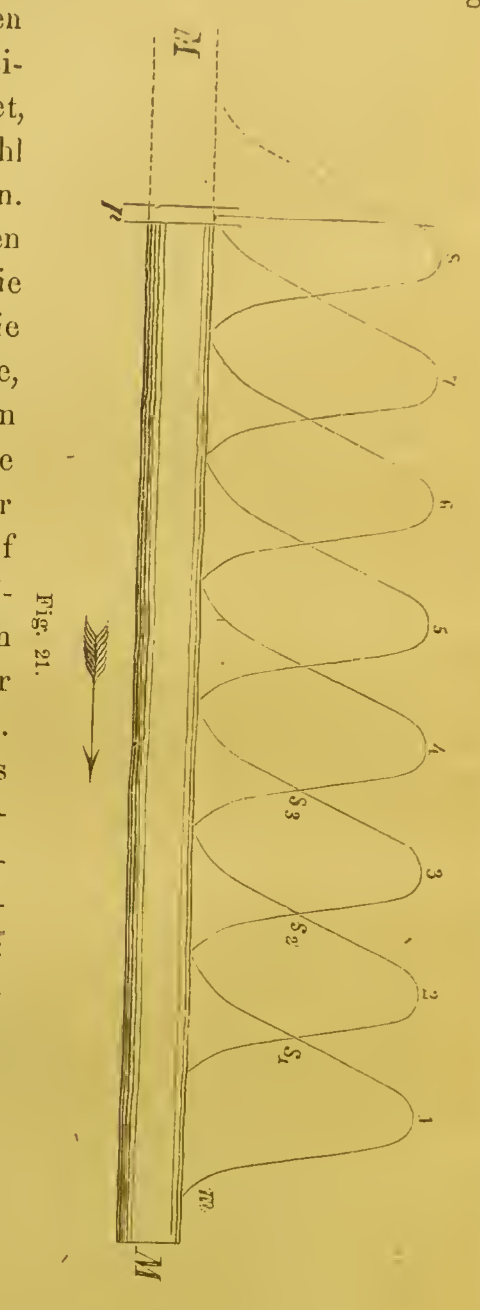


Fig. 21.

§. 7. Weitere Betrachtung der Anfangszuckung.

Der eben ausgesprochene Satz beruht auf den von uns beobachteten Thatsachen über die Dauer der negativen Schwankung des Muskels und den Eintritt der Anfangszuckung bei einer gewissen

Anzahl von Reizen in der Secunde. Jeder wird zugeben, dass das Zusammentreffen der angegebenen Zahlen ein höchst auffallendes ist, und zu weiterem Nachforschen auffordert; aber Mancher wird vielleicht das Verlangen stellen, dass eine genauere Uebereinstimmung nachgewiesen werden müsse. Gewiss wäre dies wünschenswerth, doch man darf sich nicht verhehlen, dass die experimentellen Schwierigkeiten hier viel zu gross, als dass wir ein besseres Resultat erwarten könnten. Wir wollen es daher mit einigen Worten rechtfertigen, wesshalb wir auf den gemachten Schluss trotzdem nicht verzichten konnten und zu erklären versuchen, woher eine bessere Uebereinstimmung nicht zu erwarten war.

In den vorher mitgetheilten Versuchen haben wir das erste Auftreten der Anfangszuckung, wenn auch nicht für alle Muskeln constant bei ein und derselben Anzahl der Reize, so doch für jeden einzelnen Muskel bei einer Zahl von 224—360 Reizen in der Secunde beobachtet. Man könnte sagen, dass diese Grenzen zu weit seien, um hieraus eine Beziehung zur Dauer der negativen Schwankung abzuleiten. Denn wenn wir als mittlere Dauer der negativen Schwankung $\frac{1}{250}$ Sec. annehmen, so liegen die angegebenen Grenzen von der Zahl 250 allerdings ziemlich weit entfernt. Dies spricht aber, wie wir gleich sehen werden, nicht gegen die gemachte Annahme, sondern führt uns vielmehr zur richtigen Auffassung der zwischen Anfangszuckung und negativer Schwankung hergestellten Beziehung.

Wir müssen zunächst darauf aufmerksam machen, dass auch die Dauer der negativen Schwankung nicht für alle Muskeln unter allen Umständen der Erregbarkeit constant ist und dass der Werth von $\frac{1}{250}$ Sec. nur ein Mittelwerth ist, welcher der Genauigkeit unserer Beobachtungsmethode entspricht. Daher würde vielleicht die gedachte Beziehung zwischen den beiden Erscheinungen deutlicher hervortreten, wenn es gelänge, Anfangszuckung und negative Schwankung an ein- und demselben Muskel gleichzeitig zu beobachten. Aber es wird Jeder zugeben, dass die Ausführung dieses Versuches viel zu grosse Schwierigkeiten hat, als dass auf ein günstiges Resultat zu hoffen wäre.

Wenn wir nun weiter die Grenzen der Reizzahl betrachten, innerhalb deren das erste Auftreten der Anfangszuckung liegt; so nehmen wir wahr, dass die Zahl der Reize meistens 250 überschreitet, ja bis 360 hinreicht. Wir wollen nun annehmen, dass bei jedem dort verwendeten Muskel die negative Schwankung in einem Element des-

selben, die also Schwingungsdauer der Reizwelle wirklich $^1/_{250}$ Sec. gedauert hat und wir wollen ferner den Zeitraum zwischen zwei einanderfolgenden Reizen ein Reizintervall nennen. Somit haben wir also beobachtet, dass im Allgemeinen die Anfangszuckung bei einem Reizintervall von $^1/_{250}$ Secunde noch nicht bemerkbar ist. Sie tritt erst allmählig in die Erscheinung, wenn das Reizintervall noch kleiner wird als $^1/_{250}$ Sec. und in einigen Fällen musste das Intervall zwischen zwei Reizen auf $^1/_{860}$ Sec. verkleinert werden, um die Anfangszuckung zu constatiren. Aus diesem Umstande geht nun hervor, dass die Anfangszuckung im Allgemeinen nur dann erscheint, wenn das Reizintervall merklich kleiner ist als die Dauer der negativen Schwankung, und dass diese Zuckung noch nicht beginnt in dem Moment, wo das Reizintervall und die negative Schwankung an Dauer gleich werden.

Wenn wir also diese Bedingung für das Auftreten der Anfangszuckung festhalten, so werden wir es auch begreiflich finden, dass eine genaue Uebereinstimmung zwischen Dauer der negativen Schwankung und dem grössten Reizintervall, bei welchem die Anfangszuckung eben erscheint, nicht vorhanden sein kann. Denn damit diese Zuckung zur Beobachtung komme, muss das Reizintervall um ein Gewisses unter die Dauer der negativen Schwankung herabgesunken sein, und es wird von der Feinheit unserer Beobachtungsmittel und von anderweitigen Umständen des Experimentes abhängen, um wieviel das Reizintervall unter diese Grenze verkleinert sein muss, damit es jene Zuckung hervorbringe.

Noch klarer wird diese Abhängigkeit der Anfangszuckung vom Reizintervall, wenn wir uns an die in Fig. 21 dargestellte Anschauung halten. Nehmen wir an, dass das Reizintervall gleich der Dauer einer Reizwelle in einem Element der Muskelfaser sei, so wird an der gereizten Stelle die zweite Reizwelle beginnen, wenn die erste eben abgelaufen ist, d. h. es werden die Reizwellen dicht eine hinter der andern durch die Muskelfaser sich fortpflanzen, indem der Anfang der einen und das Ende der vorhergehenden sich in zwei benachbarten Elementen der Faser befinden. Für einen solchen Fall können wir nach unserer Auffassung das Eintreten der Anfangszuckung noch nicht erwarten, weil diese Zuckung nicht abhängig ist von dem Umstande, dass Enden und Anfänge der in der Faser ablaufenden Reizwellen sich berühren. Vielmehr muss das Reizintervall kleiner werden als die Dauer der Reizwelle, wenn eine An-

fangszuckung sich zeigen soll. Denn geschieht dies, entsteht an dem gereizten Punkte eine zweite Reizwelle, bevor die erste ihr Ende erreicht hat, so fallen wie Fig. 21 es zeigt, Anfänge und Enden der sich fortpflanzenden Reizwellen zum Theil übereinander; und dieser letztere Umstand ist es, an welchen wir die Bedingung für das Zustandekommen der Anfangszuckung knüpfen.

Nunmehr wird es klar sein, wesshalb die Anfangszuckung nicht bei einem bestimmten Reizintervall plötzlich auftreten kann. Sobald die Reizwellen anfangen übereinander zu fallen, ist erst die Möglichkeit gegeben, dass sie allmählig in die Erscheinung tritt und es hängt von den Umständen des Experimentes ab, wie weit die Reizwellen übereinander liegen müssen, damit wir im Stande sind diese Zuckung zu beobachten.

Somit wird es nun zur Genüge erklärt sein, wesshalb wir die Anfangszuekung erst merken, wenn das Reizintervall mehr oder weniger kleiner geworden ist als die Dauer der Reizwelle.

Eine besondere Berücksichtigung verdienen nur noch die Fälle, wo schon bei 224 Reizen in der Secunde also bei einem Reizintervall von $^1/_{224}$ Sec. Anfangszuckung beobachtet worden ist. Für diese Fälle müssen wir die Annahme machen, dass die Reizwelle eine längere Dauer gehabt hat, als ihr im Mittel zukommt. Die Zahl $^1/_{224}$ liegt der Zahl $^1/_{250}$ noch nah genug, um eine solche Annahme zu gestatten. Wir wissen ja aus den vorausgegangenen Versuchen über die Dauer und Fortpflanzung der negativen Schwankung, dass das Ende der Schwankung nieht plötzlich abbricht sondern allmählig aufhört und dass das von uns angenommene Ende der Schwankung nur den mit unsern Hilfsmitteln noch wahrnehmbaren Abweichungen der Schwankungscurve von der Abcissenlinie entspricht. Hier sind also die Grenzen der Bestimmungen nicht sehr eng zu ziehen. Auch zeigen uns ferner die früheren Versuche, dass die Reizwelle bei ihrer Fortpflanzung durch die Faser ihre Gestalt ändert und wir haben daselbst auch schon darauf hingewiesen, dass verschiedene Zustände des Muskels, seine Temperatur, seine Ermüdung u. s. w, von grossem Einfluss auf die Form und Fortpflanzung der Reizwelle sein werden.

Es kann uns daher nicht Wunder nehmen, wenn wir zuweilen die Anfangszuckung schon bei einem etwas grösseren Reizintervall antreffen als wir erwarten sollten. Man wird in dieser Ansicht keine Willkührlichkeit erblicken, wenn man bedenkt, dass $^1/_{224}$ Sec. immer noch nahe genug den von uns beobachteten Zeiten für die Dauer

den negativen Schwankung liegt. Besonders aber müssen wir hervorheben, dass wir unter 200 Reizen in der Secunde niemals eine deutliche Anfangszuckung beobachtet haben. Also bei einem Reizintervall, welches mit Sicherheit grösser ist als die Dauer der Reizwelle tritt eine Anfangszuckung niemals auf, ein Umstand, in welchem wir ganz besonders eine Bekräftigung unserer Ansicht über die Entstehung der Anfangszuckung erblicken.

Bei dieser Gelegenheit muss ich es zur Sprache bringen, dass man zuweilen, was vielleicht schon Manchem aufgefallen ist, bei Reizversuchung mit Hülfe des du Bois'schen Schlittenapparates eine der Anfangszuckung ähnliche Erscheinung bemerkt. Man sieht dann bei grosser Rollentfernung in dem Moment, in welchen man den Schlüssel zum Tetanisiren öffnet eine schwache einzelne Zuckung, auf die kein wahrnehmbarer Tetanus folgt. Die Zahl der Schwingungen nun, welche die Feder des Apparates macht, erreicht gewiss nie 100, obgleich wir oft hohe Töne bei ihrem Spielen hören. Diese letzteren werden aber nur erzeugt durch das Klirren der Feder an dem Contakt, denn wenn man diese frei schwingen lässt, so erzeugt sie einen sehr tiefen kaum hörbaren Ton. Diese höheren Klirrtöne nun können in der That eine so grosse Schwingungszahl haben, dass sie Anfangszuckung bewirken. Da sie aber nicht regelmässig sind, so hängt das Erscheinen einer Anfangszuckung hierbei vom Zufall ab.

2.

Theorie des Erregungsvorganges in der Nerven- und Muskelfaser.

---

§. 8. Einleitende Betrachtung.

Die Resultate, welche wir in den vorhergehenden Versuchen gewonnen haben, führen uns nun einer Frage entgegen, die eigentlich im Stillen der Beweggrund zur Anstellung dieser Versuche gewesen ist, nämlich zu der Frage, ob es nicht eine so grosse Schnelligkeit aufeinander folgender Reize gäbe, bei welcher der Nerv oder Muskel nicht mehr erregt werde. Die Frage ist schon öfter von einigen

Forschern aufgeworfen worden, aber es hat bisher nicht gelingen wollen einen Apparat herzustellen, welcher zur Lösung dieser Frage den Anforderungen genügt. Nur Harles gibt an, dass er durch 10000 Unterbrechungen eines Stromes in der Secunde den Nerven gereizt habe und keine Zuckung des Muskels mehr beobachtete. Es ist mir aber durchaus unbekannt geblieben, in welcher Weise Harles dieses Experiment ausgeführt hat. Auch unser Unterbrechungsapparat ist der experimentellen Lösung dieses Problems nicht gewachsen; und wir sind daher in unsern Versuchen nicht im Stande gewesen, die Anzahl der Reize in der Zeiteinheit so weit zu steigern, dass wir das eben besprochene Ziel hätten erreichen können. Aber auf dem Wege zu diesem Ziele sind wir auf ein Factum gestossen, dessen weitere Verfolgung uns dem Ziele näher geführt hat. Die Erscheinung der Anfangszuckung, die wir gefunden haben, ist zwar nicht die Enderscheinung, die wir gesucht haben; sie ist vielmehr nur eine Theilerscheinung einer zusammenhängenden Reihe von Vorgängen. Indess die Art ihres Auftretens und ihre Aenderung mit der Zunahme der Reize in der Zeiteinheit ist so beschaffen, dass wir im Stande sind aus dieser Differentialerscheinung das Endresultat gleichsam zu integriren.

Wir haben beobachtet, dass die Anfangszuckung eintritt, sobald die Reizintervalle kleiner werden als die Dauer der Reizwelle in der Muskelfaser, dass ferner die Anfangszuckung nur bei schwachen Reizen rein zu beobachten ist und dass bei Verstärkung der Reize Tetanus hinzutritt. Wir haben ferner gesehen, dass man, je grösser die Reizzahl ist, desto mehr die Reizstücke vergrössern kann ohne dass auf die Anfangszuckung ein Tetanus folgt. So sehen wir also, dass mit zunehmender Anzahl von Reizen die Anfangszuckung immer mehr in Vordergrund tritt, während der Tetanus immer mehr abnimmt, und es wird daher der Schluss gestattet sein, dass, wenn verhältnissmässig starke Reize schnell genug aufeinanderfolgen, sie nur Anfangszuckung und keinen Tetanus mehr geben müssten.

§. 9. Gesetz der Erregung im Muskel.

Wir wollen nunmehr, nachdem wir zu dem eben ausgesprochenen Schlusse gelangt sind, es versuchen, die bisherigen Ergebnisse in einen mathematischen Zusammenhang zu bringen, um dadurch zu einer gesetzmässigen Beziehung zwischen dem Vorgange der Erregung zu gelangen. Wir wissen zwar, dass jede Reizwelle sowohl

in der Nerven- wie in der Muskelfaser unmittelbar mit der Erregung direkt verknüpft ist, wir wissen auch, dass in der Muskelfaser der Reizwelle das einzige sichtbare Zeichen der Erregung die Contraktion folgt, aber wir wissen noch nicht anzugeben, welches Gesetz die Abhängigkeit der Erregung von der Reizwelle beherrscht. Erst die jetzt gewonnene Thatsache, dass es eine Schnelligkeit aufeinanderfolgender Reize giebt, die innerhalb gewisser Stromstärken keinen Tetanus mehr sondern nur Anfangszuckung hervorruft, giebt uns, wie wir sehen werden, ein Mittel an die Hand, für dieses Gesetz eine mathematische Form zu finden.

Wir haben in Fig. 21 den Vorgang, der stattfinden muss, wenn das Reizintervall kleiner ist als die Dauer der Reizwelle, graphisch dargestellt. Es fallen die einander folgenden Reizwellen zum Theil übereinander, und von diesem Uebereinanderfallen der Reizwellen ist die Abnahme der tetanisirenden Wirkung der Reize und das Auftreten der Anfangszuckung direkt abhängig. Denn je vollkommner die Reizwellen sich decken, desto vollkommner treten die eben bezeichneten Erscheinungen am Muskel hervor. So beobachten wir denn gleichsam hier eine Art Interferenzerscheinung am Erregungsvorgange, die freilich mit den Interferenzen von Schall- und Lichtwellen nun sehr entfernte Aehnlichkeit hat, aber mit diesen doch das gemeinsam theilt, dass ihre Beobachtung zu einer Theorie des Vorganges selbst führt.

Denken wir uns nämlich, wir hätten es auf irgend einem Wege zu einer sehr grossen Zahl von Reizen in der Secunde gebracht, so dass in die Dauer einer Reizwelle eine grosse Zahl von Reizen fallen würde. Aus unsern Versuchen zu schliessen, würden wir dann auch mit starken Reizen keinen Tetanus mehr erzeugen, sondern nur beim Beginne der Reizung eine Anfangszuckung wahrnehmen. Indem wir nun nach dem Grunde dieser Erscheinung suchen, werden wir den Zusammenhang von Erregung und negativer Schwankung herausfinden.

Zunächst wollen wir uns den Verlauf der Reizwellen, welche uns den Vorgang der negativen Schwankung in der Muskelfaser vorstellt, in einer Muskelfaser construiren, welche von einer so grossen Zahl von Reizen in der Zeiteinheit getroffen wird. In Figur 22 werde die Muskelfaser MM in p in der angenommenen Weise gereizt. Nehmen wir an, dass in einem bestimmten Zeitpunkt nach dem Beginn der Reizung die erste Reizwelle sich in der Lage 1 befinde und dass

eine Reizwelle x sich zunächst p befinde. Nach Analogie der Figur 21 werden eine grosse Anzahl von Reizwellen zwischen diesen beiden liegen, aber diese liegen so dicht aneinander, dass ihre Spitzen mit einander keine kammförmige Curve mehr wie in Fig. 21 bilden, sondern, dass ihre Gipfelpunkte fast eine continuirliche gerade Linie $o\,n$ bilden. Zwischen o und n behält also in diesem Falle die Reizwelle eine continuirliche Höhe bei und betrachten wir in dieser Strecke der Muskelfaser ein Element $d\,M$, so wird in diesem Elemente die Reizwelle so lange eine beständige Höhe behalten als die Reizung andauert. Mit andern Worten, die negative Schwankung in dem Element $d\,M$ wird in diesem Falle auf ihrem Maximum verharren; es würde keine Aenderung des abgeleiteten Stromes mehr eintreten, sondern dieser würde dauernd diejenige Grösse behalten, welche der negativen Schwankung für die gegebene Reizstärke entspricht.

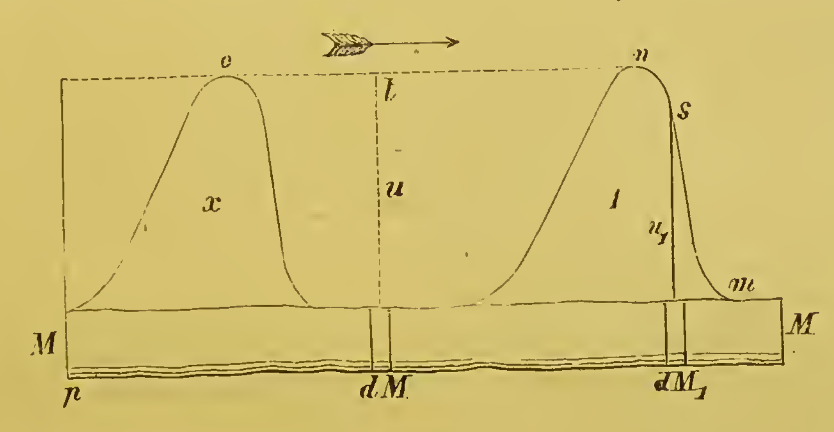


Fig. 22.

Der Zeit nach gestaltet sich der Vorgang folgendermassen: Da sich die Reizwellen in der Richtung des Pfeiles bewegen, so steigt in jedem Element mit der ersten anlangenden Welle die Reizwelle in der Curve $m\,n$ an und bleibt dann solange noch Wellen folgen, nahezu auf dieser Höhe stehen. Wir beobachten nun, dass nur der Anfang der Reizung eine Zuckung in der Muskelfaser auslöst und dass während der Reizung dieselbe in Ruhe bleibt; beziehen wir diese Erscheinung auf den Ablauf der Reizwellen, so müssen wir sagen, dass in einem solchen Falle nur die erste Reizwelle mit einer Contraktion verbunden ist, während die nachfolgenden Reizwellen keine Contraktionen zur Folge haben. Denn wenn jede der grossen Zahl von Reizwellen einzeln in längern Zeiträumen hinter einander in der Muskelfaser auftreten würde, so müsste nothwendiger-

weise einer jeden Reizwelle auch eine Contraktionswelle folgen. In diesem Falle aber, den wir angenommen haben, entsteht nur beim Beginn der Reizung eine einzige Contraktionswelle, die Anfangszuckung. Es kann daher die eintretende Anfangszuckung nur von der ersten Reizwelle abhängig sein.

Diese Schlussfolgerung ergiebt sich mit Nothwendigkeit, wenn wir die Resultate ins Auge fassen, welche wir aus den Versuchen des II. Abschnittes gewonnen haben. Denn wir haben daselbst gezeigt, (II. §. 19) dass ein gesetzmässiger Zusammenhang zwischen Reizwelle und Contraktionswelle besteht. Wir müssen nun jetzt einen Schritt weiter gehen und diejenige Bedingung ermitteln, durch welche Reizwelle und Contractionswelle miteinander verknüpft sind.

Bei der angenommenen Versucnsbedingung, die in Figur 22 dargestellt ist, steigt in jedem Element der Faser die negative Schwankung beim Eintreten der ersten Reizwelle auf ihr Maximum und bleibt dann während der Reizung unverändert in diesem Zustande des Maximums. Nun sehen wir, dass nur das Eintreten der ersten Reizwelle eine mit Zuckung verbundene Erregung veranlasst, wir müssen also daraus den Schluss ziehen, dass eine Contraktion in einem Element der Faser nur dann zu Stande kommt, wenn in demselben ein Schwanken seines Stromes mit gewisser Geschwindigkeit stattgefunden hat. Der aufsteigende Theil der ersten Reizwelle *m n* bedeutet das Schwanken des Stromes in den darunter befindlichen Elementen der Faser und dieser Vorgang hat eine Zuckung, die beobachtete Anfangszuckung, zur Folge. Die der Abcisse parallele Linie *n o* dagegen bedeutet, dass kein Schwanken des Stromes in den darunter befindlichen Elementen mehr stattfindet und dieser Zustand besitzt nicht die Eigenschaft die von ihm eingenommenen Elemente in Contraktion zu versetzen.

Aus dieser Thatsache erkennen wir, dass die Erregung der Muskelfaser, die sich durch Contraktion kund giebt, eine Funktion der Reizwelle ist, und dass sie von einer ganz bestimmten Eigenschaft der Reizwelle abhängig ist. Wir sehen, dass die Reizung der Faser allein nicht unter allen Umständen genügt, um Zuckung zu erzeugen, sondern dass diese nur eintritt, wenn die Reizwelle oder die Summation der Reizwellen eine bestimmte Form besitzt. So lange die Reizwellen in der Curve *m n* in einem Element aufsteigen, erzeugen sie in demselben Erregung, so lange die Curve der Reizwellen in der Linie *n o* verläuft, ist die Erregung gleich Null.

Wir entnehmen hieraus, welche Funktion Erregung und Reizwelle mit einander verbindet, und wir können sagen: Die Erregung eines Elementes der Muskelfaser ist eine Funktion der Geschwindigkeit mit der die Höhe der Reizwelle sich in diesem Elemente ändert.

Betrachten wir das Element $d M_1$ Fig. 22, so ändert sich die Höhe der Reizwelle in dem gezeichneten Moment in diesem Element mit einer bestimmten Geschwindigkeit; denn errichten wir in diesem Element die Ordinate u_1 so ist diese Geschwindigkeit gleich der Steilheit der Curve $m n$ im Punkte S. Betrachten wir dagegen das Element $d M$, so schneidet die darauf errichtete Ordinate u die Linie $n o$ im Punkte t und die Geschwindigkeit, mit der die Ordinate hier ihren Werth ändert, ist Null. In dem gezeichneten Moment herrscht also im Element $d M_1$ Erregung, im Element $d M$ dagegen keine Erregung.

So erklärt sich denn aus diesen Folgerungen die Erscheinung der Anfangszuckung. Zwar haben wir zuletzt nur den extremsten Fall der schnellfolgenden Reize, den Fig. 22 darstellt, im Auge gehabt, aber man wird leicht einsehen, dass nun auch der Gang der Erscheinung, wie er in Wirklichkeit bei den erreichbaren Experimenten auftritt, klar werden wird. Nehmen wir als Beispiel den Fall von Fig. 21 an, in welchem die Reizwellen sich nur zum Theil decken. Bei Beginn der Reizung steigt die Curve der Reizwellen steil in m 1 an, dann folgt die kammförmige Curve 1 S_1 2 S_2 3 S_3 4 . . . . . Der Theil m 1 dieser Curve wird eine Erregung zur Folge haben, denn er steigt von Null an steil mit grosser Geschwindigkeit, die erst nahe seinem Maximum schnell auf Null fällt, an. Die nun folgende kammförmige Curve wird aber eine geringere erregende Kraft haben, denn sie enthält die flacher verlaufenden Kuppen der Reizwellen. Nun ist es klar, dass dieser kammförmige Theil der Curve um so flacher verlaufen wird je kleiner die absolute Höhe der Reizwellen ist. Man wird daher eine Stärke der Reizung ausfindig machen können, bei welcher der kammförmige Theil der Reizwellencurve so flach verläuft, dass er keine Erregung mehr zu erzeugen im Stande ist, während der Anfang der ganzen Curve m 1, der steil anhebt, eine Erregung zur Folge hat. In diesem Falle werden wir beim Beginn der Reizung eine einzelne Zuckung beobachten, dagegen während der Dauer der Reizung Ruhe des Muskels. Dies ist, wie man sieht, die Erklärung der Anfangszuckung, wie wir sie

bei einer der Fig. 21 entsprechenden Anzahl von Reizen ungefähr 300—400 in 1 Secunde beobachtet haben. Verstärkt man die Reizung, so wachsen die Reizwellen an Höhe, die einzelnen Theile der Curve 1 S. 2 S_2 . . . . . nehmen an Steilheit zu und es tritt nun zuerst ein schwacher Tetanus auf, welcher der grösseren Anfangszuckung folgt und bei Verstärkung der Reize schliesslich in einen starken Tetanus übergeht. Dies ist der Gang der Erscheinung, wie wir ihn jetzt voraussagen können und wie wir ihn in Wirklichkeit beobachtet haben. Man wird zugestehen, dass die gegebene Erklärung mit den beobachteten Thatsachen sich in vollem Einklange befindet und dass wir durch folgerichtige Schlüsse mit Nothwendigkeit zu der ausgesprochenen Abhängigkeit der Erregung von der Reizwelle geführt worden sind.

§. 10. Uebertragung dieses Gesetzes auf den Nerven.

Nachdem wir das Abhängigkeitsverhältniss zwischen Erregung und Reizwelle der Muskelfaser auf dem angegebenen Wege gefunden, werden wir uns fragen müssen, in wie weit wir im Stande sind das gewonnene Resultat auch auf die Vorgänge im Nerven zu übertragen. Wenn die Erregung der Nervenfaser ebenfalls abhängig ist von der Geschwindigkeit, mit der die Höhe der Reizwelle sich ändert, so müsste man durch ähnlich angestellte Versuche wie die zuletzt gemachten zur Entscheidung hierüber gelangen; doch dem stellen sich grosse Schwierigkeiten entgegen. Wir haben nämlich beobachtet, dass die Anfangszuckung in derselben Weise auftritt, gleichgültig ob man die Muskeln indirekt durch die Nerven reizt oder ob man curarisirte Muskeln direkt reizt. Die Anfangszuckung hängt also nur von den Eigenschaften des Muskels ab und wir haben sie auch genügend aus diesen erklärt. Die Anfangszuckung und die Thatsache, dass diejenige Reizstärke, bei der sie erscheint, auch vom Nerven aus keinen Tetanus mehr erzeugt, erlaubt uns daher noch keinen Schluss auf die Vorgänge im Nerven, welche bei schnellfolgender Reizung stattfinden. Selbst wenn es uns gelingen würde, die Reize so schnell folgen zu lassen, dass auch die stärksten keinen Tetanus mehr geben, würden wir doch nicht im Stande sein, die Wirkung derselben auf den Nerven mit Hülfe des Muskels wahrzunehmen. Der Muskel ist viel zu träge, um die weit schnelleren Vorgänge im Nerven durch seine Reaktion anzuzeigen. Er verhält sich

in dieser Beziehung zum Nerven, wie die Galvanometernadel zum Strom, und ebenso wenig wie letztere schnelle Stromesschwankungen angiebt, ebenso wenig kann der Muskel von dem schnellen Wechsel der Erregung im Nerven Zeugniss geben.

Wenn wir nun aber von dem Resultat ausgehen, dass in der Muskelfaser die Erregung abzunehmen beginnt, sobald die einander-folgenden Reizwellen einander zu decken beginnen und dass die Erregung immer schwächer wird je mehr die Reizwellen übereinander fallen, so liegt die Vermuthung nahe, dass in der Nervenfaser Etwas ähnliches stattfinden könne. Nach unsern Beobachtungen ist die Dauer der Reizwelle in der Nervenfaser 0,0006—0,0007 Sec.; es müssten also mehr als 1600 Reize in der Secunde auf den Nerven wirken, damit die Reizwellen beginnen übereinander zu fallen. Nur würden wir durch die Beobachtung des dem gereizten Nerven zugehörigen Muskels, darüber nicht ins Klare kommen. Und in der That gaben Reizversuche, in welchen die Schwingungszahl der Feder 1380 war, kein anderes Resultat als das schon bekannte, obgleich in diesem Falle bei Anwendung von Inductionströmen die Zahl der Reize in der Secunde 2760 betrug.

Da man nun durch Anwendung des Nerv-Muskelpräparates zu keinem entscheidenden Resultate in der bezüglichen Richtung gelangen kann, so bleibt noch die Möglichkeit übrig, durch Reizung sensibler Nerven zum Ziele zu kommen. Ich versuchte daher die durch den Unterbrechungsapparat erzeugten Ströme durch meinen Körper zu leiten. Doch da man in die primäre Spirale des Inductionsapparates keine Eisenbündel einlegen kann, so sind die Ströme der secundären Spirale zumal bei dem grossen Widerstande des Körpers zu schwach, um deutliche Wirkungen zu geben. Ich schaltete daher meinen Körper als Nebenschliessung zu der Spirale des Unterbrechungsapparates selbst ein, und erhielt so die Schläge der darin entstehenden Extraströme. Beim Eintauchen der Finger in die beiden Gefässe, denen der Extrastrom von den Klemmen 1 und 2 (s. Tafel III) zugeführt wird, empfindet man bei 1360 Schwingungen der Feder in den Händen sehr deutlich das Gefühl elektrischer Reizung. Ich kann aber nicht behaupten, dass die Empfindung im ersten Moment des Eintauchens stärker wäre, als während der Dauer des Versuchs, obgleich bei längerer Dauer durch die ermüdete Aufmerksamkeit die Empfindung sich abschwächt.

§ 11. Bestätigung des Gesetzes an den Tastnerven.

Ueber Reizung sensibler Nerven durch schnell folgende Erregungen hat v. Wittich*) Versuche veröffentlicht, in denen er nach einer Methode von Valentin die Tastnerven der Haut mechanisch reizte. An dem Rande einer Scheibe waren eine Zahl Erhabenheiten eingetrieben, und während schneller Rotation der Scheibe prüfte der tastende Finger, ob diese Erhabenheiten noch merkbar waren oder ob die Fläche der Scheibe glatt zu sein schien. Jeder Erhabenheit entsprach mithin ein Stoss, welcher als mechanischer Reiz auf die fühlende Hautstelle einwirkte. v. Wittich konnte 1728 Stösse in 1 Secunde noch als intermittirenden Reiz erkennen, Dr. Grünhagen unterschied noch 1915,2 Stösse in derselben Zeit. Eine mit Tüll überzogene Scheibe, welche vermöge ihrer Maschen sich rauh anfühlt und somit eine der Zahl der Maschen entsprechende Zahl von Rauhigkeiten besitzt, erschien erst glatt, wenn bei ihrer Rotation 3840 Maschen an dem tastenden Finger vorbeieilten. Diese interessanten Versuche geben uns einige Anhaltspunkte für die in Rede stehende Betrachtung. Denn wenn wir voraussetzen, dass die Reizwelle in den menschlichen Nerven nicht erheblich von der in den Froschnerven in ihrem zeitlichen Verlaufe abweicht, so müssen wir annehmen, dass bei mehr als 1600 Reizen in der Secunde das Uebereinanderfallen der Reizwellen beginnt. In der That übertreffen die oben angeführten Zahlen der Reize, welche in der Empfindung nicht mehr von einander geschieden werden konnten, alle mehr oder weniger die Zahl 1600.

Die Anfänge und Enden der von ihnen im Nerven erzeugten Reizwellen werden also mehr oder weniger, indem sie einander folgen, sich decken. Wir möchten daher diese Thatsache als eine Stütze unserer oben aufgestellten Theorie betrachten, nach welcher die erregende Wirkung der Reize abnimmt, sobald das Reizintervall unter die Dauer einer Reizwelle herabsinkt. Allerdings stimmen die angegebenen Zahlen nicht mit einander überein, sie liegen zwischen 1728 und 3840. Aber wir wissen aus den Versuchen am Muskel, dass auf die tetanisirende Wirkung die Stärke der Reize und die ihnen entsprechende Höhe der Reizwellen von wesentlichem Einflusse ist. Denn die erregende Wirkung hängt von der Steilheit der kammför-

*) Bemerkungen zu Preyer's Abhandlung über die Grenzen des Empfindungsvermögens und Willens. Pflüger's Archiv f. Physiol. 1869. p. 329.

migen Curve $1S_1$ $2S_2$ · · · ab und die Steilheit derselben nimmt mit ihrer Höhe zu. Nun können wir die Stärke der Reize in den beiden angeführten Versuchsweisen nicht mit einander direkt vergleichen Es scheint mir aber annehmbar, dass die flachen Erhabenheiten der Pappscheibe einen geringeren mechanischen Reiz ausgeübt haben als die scharfen Fäden des Tüll. Wenn dies der Fall ist, so erklärt sich daraus, dass der Versuch mit der Pappscheibe zu den kleineren Zahlen und der Versuch mit der Tüllscheibe zu einer bei weitem grösseren Zahl geführt hat.

Es wurden ferner von Hrn. v. Wittich dieselben Versuche mit einer Scheibe, welche 64 kreisrunde Oeffnungen trug, angestellt und dieselbe erschien den genannten Beobachtern völlig glatt, wenn bei dem Einen 1075, bei dem Anderen 1126,5 Stösse in der Secunde beobachtet wurden. Diese Zahlen liegen allerdings etwas weit unterhalb der von uns nach der Theorie verlangten Grenze 1600. Doch ich möchte die Frage aufwerfen, ob wir in diesem Versuch die Zahl der Reize der Zahl der Oeffnungen gleich setzen können. Denn jeder Oeffnung entsprechen zwei Ränder des Zwischenraumes und jeder Rand wird sich bei langsamer Rotation isolirt von dem andern fühlbar machen. In diesem Versuche werden es aber jedenfalls die Ränder sein, welche im Wesentlichen den Reiz hervorrufen und wir werden der Wahrheit näher kommen, wenn wir die oben angegebene Zahl der Reize verdoppeln, also 2150 und 2223 Reize in der Secunde annehmen. Diese doppelte Zahl zeigt nun eine bessere Uebereinstimmung mit dem Resultat, welches die Versuche an der mit Erhabenheiten versehenen Pappscheibe ergaben, denn diese Zahlen zusammengestellt, schwanken nur zwischen 1728 und 2253, Schwankungen, die ebenfalls sich aus der verschiedenen Stärke der Reize erklären lassen. Somit würden, wenn unsere Voraussetzungen stichhaltig sind, auch die in diesem Versuche enthaltenen Zahlen oberhalb des Grenzwerthes 1600 liegen.

Es sind ferner in der angeführten Abhandlung auch Versuche mit akustischen Schwingungen angeführt. Bekanntlich fühlt man die Vibrationen tönender Körper in der aufgelegten Hand bis zu einer gewissen Grenze sehr deutlich, und v. Wittich suchte diese Grenze zu bestimmen. Er legte den tastenden Finger an den Steg einer schwingenden Saite und empfand noch bei mehr als 1024 Schwingungen derselben in 1 Secunde die dem Finger mitgetheilten Vibrationen. Zwei andere Beobachter empfanden dieselben noch bei

1552,9 und bei 1466,6 Schwingungen, v. Wittich fühlte sie bei 1506 Schwingungen nicht mehr.

Die Zahlen nähern sich der von uns theoretisch angenommenen Grenzzahl 1600 gewiss in auffallender Weise und da wir nicht genau angeben können, wie gross die Dauer der Reizwelle in menschlichen Nerven ist, so wird man eine bessere Uebereinstimmung vor der Hand nicht zu erwarten haben. Ich möchte aber noch auf einen Umstand aufmerksam machen, welcher bei dieser Art von Versuchen sich der Beurtheilung des Resultats störend gegenüberstellt. Man muss nämlich bedenken, dass mit der Höhe der Töne die Elongation der Schwingungen beträchtlich kleiner wird und dass demnach auch der diesen Schwingungen entsprechende Reiz auf die Tastnerven bedeutend abnimmt. Vielleicht waren in den angeführten Versuchen die Schwingungen schon zu klein, um Erregung zu verursachen und es erklärt sich vielleicht hieraus, wesshalb die gesuchte Grenze hier früher erreicht zu sein schien, als in den vorangegangenen Versuchen.

Wir besitzen also für die Uebertragung der in Rede stehenden Eigenschaft der Muskelfaser auf die Nervenfaser keinen ganz sichern Beweis, aber wir glauben doch aus dem Vorangegangenen die Berechtigung für eine solche näher gerückt zu haben. Man kann uns zwar vorwerfen, dass wir bei dieser Betrachtung zwei Momente nicht berücksichtigt haben, erstens das Verhalten der Nervencentra und zweitens das der Nervenendapparate gegen Erregung und äusseren Reiz. Die Nervencentra spielen bei derartigen Versuchen gewiss eine bedeutende, eigentlich die wichtigste Rolle, da in ihnen erst die spezifische Empfindung zu Stande kommt. Aber auch die Endapparate in den Sinnesorganen werden einen wesentlichen Einfluss auf den zeitlichen Verlauf der Erregungen und Empfindungen ausüben. Es wird daher schwer, mit unsern jetzigen Hülfsmitteln vielleicht unmöglich sein, die Vorgänge der Empfindung nach dem Orte ihrer Entstehung in den Endapparaten, ihrer Leitung nach in den Nervenfasern und ihrer schliesslichen Perception nach in den Centren genau zu zergliedern. Was aber die angeführten Versuche v. Wittich's anbetrifft, so geht aus ihnen jedenfalls hervor, dass nicht nur die Nervenfasern, sondern auch deren Endapparate in der Haut und ihre Centren im Rückenmark und Gehirn im Stande sind, mindestens bis zu 1600 Erregungen in 1 Secunde isolirt von einander aufzunehmen. Wenn wir nun sehen, dass über diese Zahl hinaus mehr oder weniger das Vermögen für diese Fähigkeit verloren

geht, so haben wir volles Recht, die Ursache dieser Erscheinung dem Vorgange in der Nervenfaser zuzuschreiben, weil wir hierfür einen experimentellen Anhaltspunkt, die Dauer der Reizwelle, besitzen. Es wäre möglich, dass die Endapparate und die Centren zu gleicher Zeit auch noch insofern mitwirken, als der in ihnen stattfindende Vorgang einen ähnlichen zeitlichen Verlauf wie die Reizwelle besitzt, immerhin aber genügt es uns, zunächst die Ursache der beobachteten Erscheinung auf den Vorgang in der Nervenfaser zu beziehen.

§ 12. Betrachtung der Erregung im Seh- und Hörnerven.

Bei andern Sinnesorganen, namentlich beim Sehorgane herrscht offenbar ein anderes Verhältniss zwischen Endapparat, Nervenfaser und Centrum in Betreff der betrachteten Vorgänge. Die Endapparate desselben in der Retina werden zwar von den Lichtwellen direkt getroffen, ebenso wie die mechanischen Stösse die Endapparate der Hautnerven direkt treffen, wir dürfen aber nicht annehmen, dass jede einzelne Lichtwelle als isolirter Reiz auf die Nervenenden wirke, analog einem mechanischen Stosse. Denn im Roth treffen in einer Secunde 456 Billionen Lichtschwingungen die Retina, und wenn jede einzelne Schwingung vermittels der dort befindlichen Endapparate als isolirter Reiz auf die Sehnervenfasern übertragen würde, so müssten in diesem Nerven ebensoviel Reizwellen in derselben Zeit entstehen, und es könnte keinem Zweifel unterliegen, dass diese Reizwellen sich bis auf einen unendlich kleinen Theil alle vollständig decken würden.

Nach unsrer Auffassung von dem Vorgange der Erregung und ihrer Abhängigkeit von der Reizwelle würde hierdurch unmöglich eine Erregung zu Stande kommen können, dieselbe würde während der ganzen Dauer der Lichteinwirkung Null sein müssen. Wir können es demnach als eine absolute Unmöglichkeit betrachten, dass die Endapparate im Auge dazu bestimmt seien, die Lichtschwingungen als direkten Reiz den Nervenfasern zuzuführen. Dass die Nervenfasern der Retina und des Opticus gegen auffallendes Licht unempfindlich sind, ist seit der Entdeckung des blinden Fleckes durch Mariotte bekannt. Wir müssen aber nunmehr auch die Vorstellung zurückweisen, dass die Netzhaut nur ein dioptrischer Apparat sei, welcher dazu bestimmt sei, den Nervenfasern die Lichtwellen als solche zuzuführen. Denn wäre dies der Fall, so müssten wir annehmen, dass die Lichtwelle selbst das Ende der Nervenfaser direkt

errege, obgleich sie nicht im Stande ist, dieselbe in ihrem Verlauf zu erregen. Zwar könnte man sagen, dass jener dioptrische Apparat der Netzhaut, die Lichtwellen auf eine bestimmte Stelle des Nervenröhreninhalts so concentrire, dass dadurch eine Reizung zu Stande komme, was ohne diese Vorrichtung nicht möglich sei. Aber jene Ueberlegung, von der wir ausgegangen sind, dass eine Reizung des Nerven nur bis zu einer gewissen Schnelligkeit der aufeinanderfolgenden Reize möglich ist, führt uns zu dem Schlusse, dass auch die letztgenannte Vorstellung nicht richtig sein kann. Denn 456 Billionen Reize in einer Secunde sind eben nicht mehr im Stande, den Nerven in dauernde Erregung zu versetzen.

Wir gelangen daher zu der Annahme, dass in der Retina die Lichtbewegung in eine andere Bewegung verwandelt wird, welche so beschaffen sein muss, dass sie den Nerven zu erregen vermag. Es ist wohl schon ausgesprochen worden, weil es unsern Erfahrungen am nächsten liegt, dass die Einwirkung des Lichtes in der Retina auf chemischen Vorgängen beruhe, dass dieselbe eine photochemische sei, ähnlich der Einwirkung des Lichtes auf die Jod- und Chlorsilberverbindungen, welche in der Photographie angewendet werden. In diesen Fällen sehen wir, dass durch das Licht Zersetzungen eingeleitet werden, in andern Fällen z. B. beim Chlorknallgas sehen wir das Umgekehrte eintreten, indem das Licht die Verbindung zweier Körper veranlasst. Man kann gegen diesen Vergleich den Einwand erheben, dass die angeführten chemischen Processe hauptsächlich durch die stärker brechbaren Strahlen das Spektrum, ja am stärksten sogar durch das kaum noch sichtbare ultraviolette Licht erzeugt werden, während die auf die Retina wirksamsten Strahlen in einem andern Theile des Spektrum liegen. Das gelbe Licht, welches auf das Auge am stärksten erregend einwirkt, hat bereits eine so geringe photochemische Einwirkung, dass die Photoprapheni ihre Dunkelkammer zum Hervorrufen der Bilder durch eine gelbe Fensterscheibe erleuchten können.

Gegen diesen Einwand aber muss man geltend machen, dass die chemische Wirkung, welche das Licht auf die Pflanzen ausübt, auch nicht von den sogenannten photochemischen Strahlen am stärksten ausgeübt wird. Die Entwickelung von Sauerstoff durch die Chlorophyll-haltigen Pflanzentheile, welche durch die Bestrahlung mit Sonnenlicht hervorgerufen wird, ist nach den neueren Versuchen über diesen Gegenstand gerade am schwächsten im blauen und violetten Lichte,

und am stärksten im rothen Lichte. Wir sehen also, dass allen Strahlen des Spektrum chemische Wirkungen zukommen und dass diese nicht nur auf die stärker brechbaren Strahlen beschränkt sind. Es kann daher sehr wohl auch eine lichtempfindliche chemische Verbindung existiren, welche durch diejenigen Strahlen, die auf unser Auge am stärksten erregend einwirken, am stärksten chemisch zersetzt wird. Es wäre ein grosser Fortschritt in der Photographie, wenn es gelänge, eine solche Verbindung herzustellen, weil wir durch dieselbe ein dem Lichteindruck unseres Auges entsprechendes Bild erhalten würden, während die jetzigen Photographien uns nur ein aus den stärkerbrechbaren zum Theil unsichtbaren Strahlen zusammengesetztes Bild eines Gegenstandes wiedergeben.

Es ist also wohl denkbar, dass in den Licht percipirenden Theilen der Retina, vielleicht in den Stäbchen und Zapfen eine Substanz existirt, welche unter dem Einfluss des Lichtes sich zersetzt, und dass diese Zersetzung eine Reizung der daselbst endigenden Nervenfasern verursacht. Die Reizung wird so lange anhalten als die Zersetzung dauert und die überschüssigen Zersetzungsproducte werden durch den Stoffwechsel fortgeschafft werden. Die Zersetzung der Lichtempfindlichen Substanz wird natürlich von der Lichtstärke und von der Farbe des Lichtes also seiner Wellenlänge abhängen. Auch die Entstehung des Nachbildes, d. h. des positiven Nachbildes, welches den einwirkenden Lichtreiz beträchtlich überdauert, würde man darauf zurückführen können, dass die Zersetzung der Substanz mit dem Verschwinden des Lichtes nicht momentan aufhört, sondern allmählig bis zu Null sinkt und dadurch einen nachwirkenden Reiz auf die Nervenfaser ausübt.

Ich möchte an diesem Orte bemerken, dass die Erregung der Retina durch das Licht mir nicht nur seinem Resultate, sondern auch seinem Wesen nach die Umkehrung des Processes der Lichterzeugung in den Leuchtorganen gewisser Thiere zu sein scheint. Dass dieses Leuchten vom Willen der Thiere abhängig ist, weiss man schon lange. Ich habe aber auch Gelegenheit gehabt zu beobachten, dass das ausgeschnittene Organ des gewöhnlichen Leuchtkäfers noch einige Zeit reizbar bleibt. Wenn man mit der Spitze einer Nadel eine Stelle desselben sticht, so bildet sich daselbst ein leuchtender Punkt, der erst allmählig verlischt. So entsteht also in dem Leuchtorgane Licht durch Erregung, in der Retina Erregung durch Licht. Die Lichterscheinung in den Leuchtorganen ist höchst wahrscheinlich von

einem Oxydationsprocess, einer Verbindung zweier Körper, begleitet, die Lichterregung der Retina dagegen kann mit der Zersetzung eines Körpers verbunden gedacht werden.

Mag nun diese Vorstellung richtig sein oder nicht, jedenfalls werden wir mit Nothwendigkeit zu der Annahme gedrängt, dass die Lichtbewegung in der Retina erst in eine andere Bewegung verwandelt wird, welche fähig ist, den Nerven in Thätigkeit zu versetzen.

Ganz anders gestalten sich die Dinge im Gehörorgan. Die Untersuchungen von Helmholtz haben zu der wohlbegründeten Annahme geführt, dass in der Schnecke schwingende Apparate existiren, die Corti'schen Organe, welche als Endapparate der Fasern des N. acusticus anzusehen sind. Es gelangen also die Schallschwingungen als solche direct bis an die percipirenden Nervenenden, ohne in eine andersartige Bewegung umgesetzt zu werden. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Nervenenden durch den mechanischen Reiz der Schallschwingungen erregt werden, denn der Versuch zeigt ja, dass unsere Tastnerven durch die Erschütterung akustischer Schwingungen ebenfalls gereizt werden können. Die Tastnerven rufen nur das Gefühl von Erschütterung hervor, die Hörnerven dagegen in Folge der specifischen Energie ihres Centrums Gehörsempfindung.

Für jeden Ton müssen daher bestimmte Nervenfasern existiren. Ein Ton von 116 Schwingungen wird ein Endorgan in Bewegung setzen, welches ebenfalls 116 Schwingungen in der Secunde macht, also das dazu gehörige Nervenende auch 116 mal in der Secunde reizt. Ein Ton von 232 Schwingungen wird ein anderes Nervenende auf dieselbe Weise in Erregung versetzen u. s. w. So dient demnach einem jeden Tone eine bestimmte Nervenfaser und dieser Nervenfaser entspricht wieder ein bestimmtes Element im Centrum, in welchem die Erregung Empfindung hervorruft. Es ist daher, wie Helmholtz angenommen hat, vielleicht gar nicht nöthig, dass die Empfindung eines Tones hervorgerufen wird durch diejenige Anzahl von Reizen, welche der Schwingungszahl des Tones gleich ist. Denn nennen wir die Nervenfaser, deren Ende durch 116 Schwingungen gereizt wird, N_{116} und ihr Centrum C_{116}, führen wir ebenso die entsprechenden Bezeichnungen N_{232} und C_{232} ein, so wird zwar C_{116} durch den Ton 116 auch 116 mal in der Secunde gereizt und C_{232} durch den Ton 232 ebenso 232 mal. Aber auch wenn C_{116} nicht 116 mal, sondern in beliebiger Weise anderweitig durch den Nerven erregt würde, würde auch die Empfindung des Tones von 116 Schwin-

gungen dadurch möglich sein, weil C_{116} der Erfahrung gemäss niemals durch einen andern Ton als den von 116 Schwingungen erregt worden ist. Allerdings genügt die Erregung eines bestimmten Punktes im Centrum, um eine specifische Empfindung zu erzeugen, und ebenso wie jede Erregung in dem Tastnervencentrum den Ort der Reizung sofort lokalisirt, ist es auch denkbar, dass jede Erregung eines Elementes im Hörnervencentrum die stattgehabte Empfindung als Ton von bestimmter Höhe in der Reihe der Töne lokalisirt. Wir müssen uns dann vorstellen, dass jedes Element im Hörnervencentrum vermöge einer prästabilirten Harmonie, d. h. in Folge einer durch die Entwickelung des Organes erworbenen Eigenschaft die Fähigkeit besitze, durch Erregung in sich die Empfindung eines bestimmten Tones zu erzeugen.

Wenn wir auch an dieser Vorstellung festhalten, so bleibt doch die kaum zu widerlegende Annahme bestehen, dass die Nervenfasern des Acusticus in der Schnecke alle in verschiedener Weise erregt werden. Ein Ton von 116 Schwingungen wird die Endorgane einer Nervenfaser in Mitschwingung versetzen, die ebenfalls 116 mal in der Secunde schwingen, und da wir uns denken müssen, dass diese Schwingungen es sind, welche die Nervenfaser mechanisch erregen, so kommen wir zu dem Resultat, dass die betreffende Nervenfaser auch 116 mal in der Secunde gereizt wird, folglich dass auch 116 Reizwellen in der Secunde in ihr entstehen und ablaufen. Ebenso erzeugt ein Ton von 232 Schwingungen in einer andern Nervenfaser eine Erregung von 232 Reizwellen in der Secunde. Es müssen also schliesslich in jeder Nervenfaser ebensoviel Reizwellen entstehen als der Ton Schwingungen hat, durch den diese Nervenfaser in Erregung versetzt war, und schliesslich müssen wir hier sehr bald zu der von uns theoretisch angenommenen Grenze von 1600 Reizen in der Secunde gelangen, bei der die Reizwellen beginnen, übereinander zu fallen.

Es ist nun in der That höchst bemerkenswerth, dass die in der Musik am meisten gebrauchten Töne, die unserm Ohre am angenehmsten sind und von ihm gut unterschieden werden, unterhalb der Schwingungszahl 1600 liegen. Diese Schwingungszahl liegt zwischen *g* und *a* der dreigestrichenen Octave. In den Clavieren finden wir allerdings sogar noch die viergestrichne Octave vertreten, deren *h* 3960 Schwingungen besitzt. Darüber hinaus dürften aber wohl schwerlich in der Musik verwendbare Töne vorkommen. Nach

Helmholtz (Tonempfindungen S. 30) liegen die musikalisch gut brauchbaren Töne zwischen 40 und 4000 Schwingungen. Der höchste, noch wahrnehmbare Ton wird von Savart auf 24000 Schwingungen angegeben und Depretz will mit kleinen Stimmgabeln noch einen Ton von 38016 Schwingungen erreicht haben. Diese hohen Töne sollen aber unangenehm schmerzhaft sein. Die Unterscheidung der Tonhöhe über die Grenze der musikalischen Töne hinaus wird sehr unvollkommen, und es ist demnach nur bis zu ungefähr 4000 Schwingungen möglich, die Tonhöhe mit Hülfe des Gehörs zu bestimmen. Was die Intensität der Tonempfindung anbelangt, so wächst sie nach den Versuchen von Helmholtz an der Doppel-Sirene (ebendaselbst) mit der Höhe der Töne, so weit die angestellten Versuche reichten. Mit diesem Instrument erreicht man aber nur einen Ton von 880 Schwingungen, und andere tonerzeugende Instrumente sind zu diesen Versuchen nicht zu benutzen, weil die tonerzeugende Kraft nicht constant gehalten werden kann; denn wir besitzen keine Mittel, um verschiedene Stimmgabeln gleich stark anzuschlagen oder verschiedene Saiten gleich stark anzustreichen. Dagegen können wir es als sicher betrachten, dass die höchsten musikalisch unterscheidbaren Töne bereits eine deutlich geringere Intensität haben, als die hohen musikalisch brauchbaren Töne, und ungefähr von 3000 Schwingungen an nimmt die Intensität der Töne schnell ab. Die von Savart und Depretz erzeugten sehr hohen Töne sollen ausserordentlich schwach gewesen sein.

Wie verhalten sich nun diese Thatsachen zu der von uns angenommenen Theorie der Erregung in der Nervenfaser? Nach dieser tritt bei ungefähr 1600 Reizen in der Secunde der Moment ein, wo die in der erregten Nervenfaser sich folgenden Reizwellen einander mit Anfang und Ende berühren. Die Intensität der Erregung wird bis zu diesem Moment mit der Zahl der in der Zeiteinheit durch einen Querschnitt des Nerven gehenden Reizwellen zunehmen.

In der That nimmt auch bis zu den Tönen von 1600 Schwingungen die Intensität der Tonempfindung ohne Zweifel zu. Von da ab jedoch sollte sie nach unserer Theorie allmählig abnehmen, weil nun die Reizwellen im Nerven übereinander zu fallen beginnen, wodurch die Intensität der Erregung schwächer wird. In Wirklichkeit ist aber eine solche Abnahme der Intensität erst nach 3000 Schwingungen für unser Ohr merkbar, also in einem Moment, wo ungefähr

die Reizwellen im Nerven sich fast zur Hälfte decken. Es nehmen sogar die Töne zwischen 2000 und 3000 Schwingungen an Intensität zu, indem sie dem Ohre schrill und scharf vorkommen. Dies erklärt sich aber nach der Ansicht von Helmholtz dadurch, dass dieselben eine Resonanz im äussern Gehörgange erzeugen und dadurch den Ton bedeutend verstärken.

Sieht man daher von diesem Umstande ab, so stimmt unsere Theorie insofern mit den beobachteten Thatsachen überein, als wir sehen, dass sobald die Reizwellen um ein beträchtliches Stück übereinanderfallen, die Abnahme der Intensität der Tonempfindung deutlich wahrnehmbar wird. Dieselbe sinkt in der That, sobald die Töne 4000 Schwingungen überstiegen haben, äusserst rapide, so dass sie kaum hörbar bleiben. Dennoch wollen, wie oben angegeben, Savart und Depretz Töne von 24000 bis 38000 Schwingungen wahrgenommen haben. Da aber bei diesen Tönen von einer musikalischen Erkennung der Tonhöhe keine Rede mehr sein kann, so kann man es wohl bezweifeln, ob das, was jene Beobachter gehört haben, wirklich der dieser Schwingungszahl entsprechende Ton gewesen ist, oder vielleicht nur ein Nebengeräusch, welches bei keiner Art der Tonerzeugung zu vermeiden ist.

§. 13. Unterschied der Erregung des Seh- und Hörnerven.

Aus den eben angestellten Betrachtungen über die Erregung der einzelnen Sinnesnerven geht nun hervor, dass ein fundamentaler Unterschied zwischen der Erregung der Tastnerven und des Gehörnerven einerseits und der des Sehnerven andererseits bestehen muss. Die Enden der Tastnerven und Gehörnerven werden — das ist die einfachste und natürlichste Annahme — unmittelbar durch mechanische Erschütterung erregt. Die Tastnerven durch die mechanische Einwirkung eines berührenden, drückenden oder stossenden Körpers, die Gehörnerven durch die in ihren Endigungen von den Schallwellen erzeugten Vibrationen.

Dass diese Vibrationen es sind, welche unmittelbar als solche die Gehörnervenenden mechanisch erregen, ohne Zwischenkunft eines andern Reizmittels, das geht, wie mir scheint, daraus hervor, dass wir auch im Stande sind, dieselben Vibrationen bis zu einer gewissen Grenze auch durch den Tastsinn wahrzunehmen. Die Art der mechanischen Erregung kann bei beiden Sinnesnerven eine ähnliche sein, nur müssen wir den Enden des Gehörnerven eine grössere

Empfindlichkeit zuschreiben. Auf ganz anderm Wege dagegen muss die Erregung des Sehnerven durch das Licht zu Stande kommen. Wir können uns nicht vorstellen, dass die Vibrationen des Lichtäthers als solche direct durch Erschütterung die Sehnervenenden erregen, wir glauben dargethan zu haben, dass überhaupt eine Erregung der Nervenfaser durch so viele Billionen Schwingungen, von denen jeder einzelne als ein Reiz betrachtet werden müsste, nicht mehr möglich ist.

Aus diesem Grunde schien es uns durchaus nothwendig anzunehmen, dass in der Retina durch die Einwirkung des Lichtes nicht direkt die Nervenenden gereizt werden, sondern dass daselbst erst ein anderweitiger Process, wahrscheinlich ein chemischer, hervorgerufen wird, welcher, sei es auf chemischem, sei es auf elektrischem Wege die Nervenenden erregt.

Mit Rücksicht auf diesen, wie mir scheint, wesentlichen Unterschied, zwischen den Erregungen des Gehör- und des Sehnerven und in Anbetracht anderweitiger wohl bekannter Umstände erschien es mir als eine fruchtlose Bemühung, eine Vergleichung der Töne und Farben physiologisch begründen zu wollen, was Hr. W. Preyer *) in letzter Zeit durchzuführen versucht hat. Hr. Preyer gelangt nämlich durch Bestimmung derjenigen Strahlen des Spektrum's, welche ihm die Empfindung einer Farbenqualität am reinsten liefert, zu einer Reihe von 7 Schwingungszahlen für diese Strahlen, welche die Farben: Braun, Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau, Violett enthalten. Aus diesen Zahlen werden die Intervalle berechnet, indem die Schwingungszahl des Braun gleich 1 gesetzt wird, und siehe da, die so erhaltenen Werthe für die 7 Farben stimmen mit den bekannten Intervallen der Dur-Tonleiter auffallend überein. Diese verwandtschaftliche Aehnlichkeit der Töne und Farben, welche hierdurch constatirt werden soll, erscheint aber sofort etwas verdächtig, wenn man das *c* der Farbentonleiter etwas näher betrachtet. Ich für meinen Theil muss gestehen, dass ich in keinem Spektralapparat bis jetzt eine besondere Farbenqualität „Braun“ entdeckt habe. Am rothen Ende des Spektrum nimmt das Roth eben allmählig an Intensität ab, aber die Qualität der Empfindung bleibt roth. Wir nennen zwar im gewöhnlichen Leben die Mischung von Roth und Schwarz

*) Die Verwandtschaft der Töne und Farben. Jenaische Zeitschrift. 1870. V. 3. S. 376.

Braun, auch erhalten wir ein Braun, wenn wir auf dem Farbenkreisel Roth und Schwarz mischen, aber trotzdem bleibt bei diesem Braun die Qualität der Empfindung ebenfalls Roth. Ich kann also eine Farbe Braun im Spektrum nicht zugeben.

Wenn wir aber diese Farbe streichen und die Schwingungszahl für das reinste Roth gleich 1 setzen, so stimmen die folgenden Werthe mit der Tonleiter natürlich nicht im mindesten. Ausserdem ist durchaus nicht einzusehen, warum Hr. Preyer dem Ultraviolett nicht auch ein Plätzchen in seiner Farbenscala gönnt, da es doch mindestens ebensoviel Berechtigung dazu hätte, als das vermeintliche Braun, welches sogar den ersten Platz einnimmt. Aber das ging eben nicht an; denn mehr als sieben Farben kann man ja zu dem beabsichtigten Zwecke nicht brauchen und das unglückliche achte Glied der Farbenreihe hätte die ganze Theorie zu Grunde gerichtet.

Die in der Sprache der Maler gebräuchliche Ausdrucksweise, welche von Farbentönen und Farbenaccorden spricht, kann man als Bezeichnung gewisser Begriffe sehr wohl gelten lassen, weil sie eben nur eine übertragene Bedeutung beansprucht. Eine wirklich physiologische Bedeutung hat sie nicht, denn die Lichterregung und die Gehörserregung sind in ihrem Wesen so grundverschieden von einander, dass sie kaum in einer Beziehung verglichen werden können. Wenn im rothen Lichte 456 Billionen Wellen und im blauen 650 Billionen Wellen die Retina treffen, so ist es eine Unmöglichkeit, dass die Erregungen in den roth und den blau empfindenden Nervenfasern noch eine Spur dieses Schwingungsverhältnisses an sich tragen sollten. Wie viel weniger wird also in den Centren des Sehnerven, wo die spezifische Empfindung erst zu Stande kommt, dieses Schwingungsverhältniss von irgend einer Bedeutung für die Qualität der Empfindung sein!

§. 14. Mathematische Form des Gesetzes der Erregung.

Obgleich wir nun keinen objectiven Beweis dafür haben beibringen können, dass die Erregung im Nerven in demselben Verhältnisse zur Reizwelle des Nerven steht, wie die Erregung des Muskels zur Reizwelle in demselben, so glauben wir es doch in dem Vorhergehenden wahrscheinlich gemacht zu haben, dass die Erregung in beiden Organen demselben Gesetze unterliegt. Namentlich möchten wir als Stütze dieser Ansicht die am Tast- und Gehörsinn wahrge-

nommenen Erscheinungen gelten lassen, nach welchen die Intensität der Erregung abnimmt, sobald die Zahl der Reize in der Secunde so gross geworden ist, dass das Intervall zwischen zweien kleiner geworden ist als die Dauer einer Reizwelle, eine Grenze, welche für den motorischen Froschnerven ungefähr 1600 Reize in der Secunde erfordern würde. Man wende uns nicht ein, dass die Erregung des Auges durch intermittirendes Licht, auch wenn die Intermissionen viel mehr als 1600 in der Secunde betragen, keine Verminderung der Lichterregung geben würden. Eine rotirende Scheibe mit schwarz und weissen Sectoren z. B. wird ganz gewiss immer dasselbe Grau geben, auch wenn bei der schnellsten Rotation Schwarz und Weiss mehr als 1600 mal in der Secunde wechseln.

Aber wie wir im vorigen Paragraphen entwickelt haben, ist die Erregung in der Retina ganz anderer Natur als die Erregung in den beiden andern von uns betrachteten Sinnesorganen und als die durch momentane elektrische Reize in den motorischen Nerven erzeugte Erregung. Durch eine momentan wirkende Lichtquelle wird in der Retina nicht ein momentaner Reiz hervorgerufen, sondern die Schwingungen des Lichtes erzeugen einen nach eigenem Rhythmus wirkenden Reiz, welcher einen von den physikalischen Lichtschwingungen unabhängigen zeitlichen Verlauf hat. Nach der oben ausgesprochenen Vorstellung, dass die Lichtempfindung durch Zersetzung einer Lichtempfindlichen Substanz in der Retina entsteht, ist es sehr wohl erklärlich, dass diese Zersetzung durch sehr schnell folgende Lichtreize in derselben Weise vor sich geht, wie durch continuirliches Licht, weil die Unterbrechungen so kurz geworden sind, dass die Zersetzung in dieser Zeit noch nicht merklich abgenommen hat.

Wir wollen nunmehr dazu übergehen, das gewonnene Ergebniss, welches das Gesetz der Erregung in der Muskel- und Nervenfaser ausdrückt, in eine mathematische Form zusammenzufassen. Wenn wir die Höhe der Reizwelle eines Elementes in einem beliebigen Zeitmoment mit u bezeichnen, so ändert sich dieses u während der Dauer der Reizwelle in dem Element mit verschiedener Geschwindigkeit. Zuerst wächst es schnell, dann langsamer zu einem Maximum, sinkt dann ziemlich rasch herab, um sich dem Nullwerthe langsam anzuschliessen. Betrachten wir daher u als eine Funktion der Zeit t, so ist die Geschwindigkeit, mit der sich in dem Moment t die Höhe der Reizwelle ändert gleich $\frac{du}{dt}$. Wir wissen nun, dass die Intensität

ler Erregung, welche wir in dem betrachteten Element mit der Grösse $d\eta$ bezeichnen wollen, eine Funktion von $\frac{du}{dt}$ ist, die so beschaffen ist, dass wenn $\frac{du}{dt} = o$ wird, auch $d\eta = o$ wird. Wir können daher das oben ausgesprochene Gesetz der Erregung durch die Formel ausdrücken:

$$d\eta = K \cdot F\left(\frac{du}{dt}\right) \quad \ldots \ldots \ldots \quad 1)$$

wo K eine von der Beschaffenheit des Elementes der Faser abhängige Constante bedeutet. $F\left(\frac{du}{dt}\right)$ ist gleich Null, wenn $\frac{du}{dt} = o$ ist.

Wir wollen nun versuchen, für dieses am Muskel durch das Experiment gewonnene Resultat eine theoretische Ableitung zu suchen, welche uns eine Vorstellung von den die Reizwelle erzeugenden Kräften in der Nerven- und Muskelfaser giebt. Gehen wir daher auf diejenige Erscheinung zurück, aus welcher wir den Begriff der Reizwelle abgeleitet haben, auf die Erscheinung der negativen Schwankung.

Die negative Schwankung ist, das wissen wir jetzt, das Zeichen der in der Nervenfaser sich fortpflanzenden Erregung. Wir haben diesen Vorgang der Erregung in dem Nerven und Muskel mit Hülfe der negativen Schwankung seinem Wesen nach analysirt, und es ist uns gelungen, sein Entstehen und Verschwinden und die Art seiner Fortpflanzung genau zu verfolgen. Es kann zwar keinem Zweifel unterliegen, dass wir es hier mit einem molekularen Vorgange zu thun haben, welcher in Form einer Welle sich fortpflanzt, keineswegs aber sind wir im Stande, aus Dem, was wir bisher über die Natur dieses Vorganges wissen und Neues erfahren haben, einen Schluss auf das Wesen desselben zu ziehen oder auch nur eine Hypothese darüber aufzustellen. Dennoch aber sind wir berechtigt, diejenigen Gesetze, welche für die Mechanik molekularer Vorgänge im Allgemeinen gelten, auch auf den Vorgang der Erregung anzuwenden, und wenn es uns gelingt durch Aufstellung einiger Annahmen, das in Formel 1 ausgedrückte Gesetz der Erregung theoretisch abzuleiten, so wird diese Theorie einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit für sich haben.

Wenn wir nun hier von einem molekularen Vorgange in der Nerven- und Muskelfaser sprechen, so liegt es sehr nahe, an einen

solchen Vorgang in den elektromotorischen Molekeln zu denken, welche von du Bois-Reymond in diesen Organen angenommen worden sind. Allerdings wird man durch eine grosse Zahl von gewichtigen Thatsachen zu der Annahme hingedrängt, dass in der Nerven- und Muskelfaser eine molekulare Anordnung kleinster Theilchen bestehen muss, und dass diese Theilchen zu gleicher Zeit die Träger der electromotorischen und der Erregungs-Vorgänge sind. Aber da noch nicht genug Thatsachen vorliegen, um eine bestimmte Vorstellung dieses Zusammenhanges geben zu können, so wollen wir zunächst diesen molekularen Vorgang vom allgemeinsten Gesichtspunkte aus betrachten und nur diejenigen Annahmen über denselben zu finden suchen, welche uns zu dem experimentell gewonnenen Gesetze der Erregung führen.

Wenn wir in Fig. 4 die Reizwelle *mno* betrachten, so beginnt dort im Nervenelement $d\,N_1$ der molekulare Vorgang, im Element $d\,N_2$ hat er sein Maximum erreicht und bei $d\,N_3$ ist er eben verschwunden. Dieser molekulare Vorgang, welcher in der ganzen, von der Reizwelle eingenommenen Strecke herrscht, kann nichts anderes sein, als eine eigenthümliche Bewegung der Moleküle. Denn da im Ruhezustande des Nerven der Zustand desselben als constant betrachtet werden kann, so muss man auch annehmen, dass die Moleküle im Ruhezustande in einer gewissen Gleichgewichtslage verharren, welche ihnen vermöge ihrer Eigenschaften zukommt. Tritt aber eine Erregung ein, so können wir dies allgemein bezeichnen als eine Aenderung des Zustandes. In der Reizwelle *mno* ist also offenbar der Zustand der Faser ein anderer, als ausserhalb der Reizwelle, und diesen veränderten Zustand erkennen wir experimentell durch die veränderten electromotorischen Eigenschaften der Faser. In dem Element $d\,N_1$ beginnt eben die Aenderung des Zustandes, in dem Element $d\,N_2$ hat sie ihr Maximum erreicht und in $d\,N_3$ ist der Zustand wieder zur Norm zurückgekehrt.

Diese Aenderung des Zustandes kann aber offenbar nur erzeugt werden durch eine Bewegung der Moleküle. Indem diese sich aus ihrer Gleichgewichtslage, die sie in der Ruhe einnehmen, entfernen, ändern sie den molekularen Zustand, und da wir sehen, dass dieser veränderte Zustand in gesetzmässiger Weise in Form einer Welle zu- und abnimmt, so müssen wir uns vorstellen, dass eine Bewegung der Moleküle die Ursache dieses Vorganges ist.

Die Erregung der Faser, deren Bild die Reizwelle ist, besteht

also in einer Bewegung der Moleküle. Von der Form der Bewegung wollen wir uns keine bestimmte Vorstellung machen, sondern nur im Allgemeinen feststellen, dass wir mit dem Begriff der Erregung das Bild einer Molekular-Bewegung verbinden. Dagegen müssen wir uns fragen: in welchem Abhängigkeitsverhältniss steht die Intensität der Erregung von der Geschwindigkeit der molekularen Bewegung? Es ist nach mechanischen Begriffen von vorneherein klar, dass die Intensität der Frregung von der Geschwindigkeit der molekularen Bewegung abhängt. Sie wird mit ihr wachsen und mit ihr abnehmen. Kurzum, die Erregung selbst ist Nichts anderes, als die lebendige Kraft der in Bewegung befindlichen Moleküle der Faser.

Wenn wir von dieser Anschauung ausgehen, so werden wir die Intensität der Erregung in einem Element der Faser für einen bestimmten Zeitmoment gleich setzen können: derjenigen lebendigen Kraft, welche die in Bewegung begriffenen Moleküle in diesem Moment besitzen. Wir wollen nunmehr die variable Länge der Faser mit x bezeichnen, und die Länge des betrachteten Elementes mit dx. Ferner nennen wir die Masse der Moleküle, welche in der Länge 1 der Faser enthalten ist, m und setzen voraus, dass die Dichtigkeit der Moleküle in der gedachten Einheit der Länge gleichförmig und gleich der Dichtigkeit derselben in dem betrachteten Element ist. Dann ist die Masse der Moleküle in dem betrachteten Element der Faser gleich $m \cdot dx$. Nun setzen wir die Geschwindigkeit dieser Masse für den Moment t gleich v, so ist die lebendige Kraft der Moleküle des Elements in diesem Moment gleich $\frac{1}{2} m \cdot dx \cdot v^2$. Dieser Grösse können wir nun die Intensität der Erregung in dem Element gleich setzen, und bezeichnen wir diese Intensität wiederum mit $d\eta$, so haben wir die Formel:

$$d\eta = \tfrac{1}{2}\, m \cdot dx \cdot v^2 \quad \cdots\cdots \quad 2).$$

Wir haben demnach zwei Formeln für die Intensität der Erregung erhalten und wenn wir die Formel 1), welche heisst:

$$d\eta = K \cdot F\left(\frac{du}{dt}\right) \quad \cdots\cdots \quad 1),$$

mit Formel 2) vergleichen, so werden wir in ihnen die Constanten und die Variabeln einander gleich setzen können. Es ist also:

$$K = \tfrac{1}{2}\, m\, dx$$

$$\text{und } F\left(\frac{du}{dt}\right) = v^2 \quad \cdots\cdots \quad 3)$$

Wir erkennen nun aus der Formel 3) „dass die Geschwindigkeit der Moleküle eines Elementes zur Zeit t eine Funktion von derjenigen Geschwindigkeit ist, mit welcher sich die Höhe der Reizwelle in demselben ändert.

Durch die eben ausgeführte Betrachtung gelangen wir daher zu der Anschauung, dass der Process der Erregung, dessen Bild die mit Hülfe der negativen Schwankung ermittelte Reizwelle ist, abhängig ist von der Geschwindigkeit der in Bewegung begriffenen Moleküle in der Nerven- und der Muskelfaser. Befinden sich diese Moleküle in einem Element der Faser in ihrer Ruhelage, so findet keine Aenderung der elektromotorischen Kraft in demselben statt, die negative Schwankung ist Null; sobald ein Reiz auf das Element der Faser einwirkt, so entfernen sich die Moleküle aus ihrer Ruhelage, und vollführen eine gesetzmässig vor sich gehende Bewegung, die nach der Dauer der Reizwelle wieder zur Ruhe kommt.

Aus der Formel 3) geht hervor, dass die Geschwindigkeit v der Moleküle zunimmt und abnimmt, wenn $\frac{du}{dt}$ zunimmt oder abnimmt und dass v gleich Null ist, wenn $\frac{du}{dt}$ Null wird. So lange also die negative Schwankung wächst, ist die Geschwindigkeit der Moleküle eine positive Grösse, sobald die negative Schwankung ihr Maximum erreicht hat, ist die Geschwindigkeit der Moleküle Null und sobald die negative Schwankung abnimmt, wird die Geschwindigkeit der Moleküle negativ. Die Geschwindigkeit, mit der die negative Schwankung steigt oder fällt, ist also von der Geschwindigkeit der in Bewegung begriffenen Moleküle abhängig, und aus diesem Abhängigkeitsverhältniss geht hervor, dass die Geschwindigkeit der Moleküle zunimmt, wenn die Geschwindigkeit, mit der die negative Schwankung wächst oder fällt, zunimmt, dass die Geschwindigkeit der Moleküle abnimmt, wenn die Geschwindigkeit, mit der die negative Schwankung wächst oder fällt, abnimmt, und dass die Geschwindigkeit der Moleküle Null ist, wenn die negative Schwankung eine constante geworden ist. Die Curve der negativen Schwankung oder die mit ihr identische Reizwelle giebt uns daher ein Bild der Bewegung der Moleküle.

Betrachten wir die Gestalt der Reizwelle, so entnehmen wir daraus, dass die Geschwindigkeit der Moleküle in dem aufsteigenden Theile mit einem gewissen Werthe anhebt, zuerst langsam, dann schnell bis zu dem Maximum der Curve abnimmt, dass sie im Maxi-

mum der Reizwelle Null und im absteigenden Theile zuerst schnell zunimmt, dann langsam abnimmt bis die Moleküle wieder die Ruhelage erreicht haben.

In der Reizwelle *mno* (Fig. 4) beginnt in dem Element dN_1 die Schwingung der Moleküle, die Moleküle entfernen sich mit gewisser Geschwindigkeit aus ihrer Ruhelage. In dem Element dN_2 hat die Entfernung der Moleküle von ihrer Ruhelage das Maximum erreicht, ihre Geschwindigkeit ist in diesem Moment Null. Alsdann kehren die Moleküle wieder in ihre Ruhelage zurück, indem ihre Geschwindigkeit Anfangs zu, dann langsam abnimmt. In dN_3 haben die Moleküle wieder die Ruhelage angenommen.

§ 15. Weitere Entwickelung des Gesetzes der Erregung.

Aus den vorangegangenen Betrachtungen können wir nunmehr den Satz ableiten:

„Die Erregung der Muskel- und Nervenfaser besteht in einer Schwingung der Moleküle in derselben, indem diese sich aus ihrer Gleichgewichtslage entfernen und in dieselbe zurückkehren.“

Mit diesem Vorgang der Erregung sehen wir den Vorgang der negativen Schwankung auf das Innigste verknüpft. Es ist also die Schwingung der Moleküle sowohl die Ursache der Erregung als auch der negativen Schwankung. Erregung und negative Schwankung sind nur die äussern Zeichen dieser Molekular-Schwingung. Diese selbst aber ist der wirkliche innere Vorgang in der Nerven- und Muskelfaser. Die Erregung ist ein unvollkommenes Zeichen für diese Molekularschwingung, weil wir sie nur durch die eintretende Muskelcontraction oder durch subjective Empfindung wahrnehmen. Die negative Schwankung dagegen ist ein wirkliches Maass für die Schwingung der Moleküle, denn der zeitliche Verlauf dieser Schwingung und der zeitliche Verlauf der negativen Schwankung stimmen vollständig mit einander überein.

Wenn wir nun den Vorgang in einem einzelnen Element betrachten, so erkennen wir leicht den Zusammenhang zwischen der angenommenen Schwingung der Moleküle und der negativen Schwankung in diesem Element. Wir erkennen, dass die negative Schwankung wächst mit der Entfernung der Moleküle aus ihrer Ruhelage, dass sie beim Maximum dieser Entfernung ebenfalls ihr Maximum erreicht und mit der Annäherung an die Ruhelage wieder abnimmt.

Um nun in der Formel 3) $v^2 = F\left(\frac{du}{dt}\right)$ die Eunktion F zu bestimmen, müssen wir uns die Frage vorlegen, in welchem Abhängigkeitsverhältniss die Entfernung der Moleküle von der Ruhelage zu der Grösse der negativen Schwankung steht. Die Grösse der negativen Schwankung ist gleich der Höhe der Reizwelle, welche wir mit u bezeichnet haben. Nennen wir ferner die variable Entfernung der Moleküle von der Ruhelage z, so ist $u = f(z)$. Wir wissen nun, dass, wenn z wächst, auch u wächst, dass wenn z abnimmt, auch u abnimmt, und dass u Null wird, wenn z Null wird. Es steht uns zunächst kein Mittel zu Gebote, die Funktion näher zu bestimmen. Die einfachste Annahme, die am nächsten liegt, wäre die, die Grössen u und z einander proportional zu setzen.

Würden wir daher annehmen, dass $u = az$ ist, wo a eine Constante bedeutet, so hiesse das: die Höhe der Reizwelle oder die Stärke der negativen Schwankung in einem Element der Faser ist proportional der Entfernung der Moleküle von ihrer Gleichgewichtslage. In diesem Falle hätten wir $v = \frac{dz}{dt} = \frac{1}{a}\frac{du}{dt}$. Setzen wir diesen Werth für v in die Formel 2) $d\eta = \frac{1}{2}\,m \cdot dx \cdot v^2$ ein, so erhalten wir:

$$d\eta = \tfrac{1}{2} \cdot m \cdot dx \cdot \frac{1}{a^2}\left(\frac{du}{dt}\right)^2,$$

als Ausdruck für die Intensität der Erregung in dem betrachteten Element zur Zeit t.

Eine zweite naheliegende Möglichkeit wäre die, dass die Stärke der negativen Schwankung dem Sinus der Entfernung der Moleküle aus ihrer Gleichgewichtslage proportional sei. Wir hätten dann die Beziehung: $u = a \sin. z$. Auch dieser Fall entspräche den Erfordernissen der Gleichung $u = f(z)$, denn u wird Null wenn $z = o$ wird, und nimmt mit z zu und ab. Mit dieser Annahme könnte man die Vorstellung verbinden, dass die Moleküle eine Drehung um eine Ruhelage ausführen. Dann wäre z der Drehungswinkel, und die Stärke der negativen Schwankung würde dem Sinus des Drehungswinkels der Moleküle proportional sein. Ausserdem dürfte das Maximum der Drehung nicht den Winkel von 90° überschreiten, weil sonst die Funktion eine periodische werden würde. Für diesen Fall hätten wir

$$v^2 = \left(\frac{dz}{dt}\right)^2 = \frac{1}{a^2 - u^2}\left(\frac{du}{dt}\right)^2;$$

also wäre:

$$d\eta = \tfrac{1}{2}\ \mathrm{m} \cdot dx \cdot \frac{1}{\mathrm{a}^2 - \mathrm{u}^2} \left(\frac{du}{dt}\right)^2.$$

Es sind natürlich noch eine grosse Zahl anderer Fälle denkbar, die ebenfalls den Eigenschaften der Funktion $u = f(z)$ entsprechen. Doch die beiden betrachteten Fälle scheinen mir besonders von Interesse, der erste, weil er die einfachste zunächst liegende Annahme enthält, und der zweite weil sich mit ihm eine bestimmte Vorstellung über die Art der Bewegung verbinden lässt. Diese Vorstellung würde uns der Theorie der elektromotorischen Molekeln von du Bois-Reymond näher führen, und da die Erscheinungen des Elektrotonus sich bekanntlich auf eine Drehung dieser Molekeln zurückführen lassen, so wäre es nicht unmöglich, dass auch die Erregung in einer solchen Drehung der Molekeln bestünde. Doch sind wir nach unsern jetzigen Kenntnissen noch weit davon entfernt, hierüber eine bestimmte Hypothese aufzustellen. Wir werden uns also zunächst darauf beschränken müssen, das Abhängigkeitsverhältniss zwischen der Geschwindigkeit der Moleküle und der Stärke der negativen Schwankung unbestimmt zu lassen. Dieses Verhältniss haben wir in der Formel 3) $v^2 = F\left(\frac{du}{dt}\right)$ ausgedrückt, und führen wir daher in die Formel 2) $d\eta = {}^1/_2\ \mathrm{m} \cdot dx \cdot v^2$ diesen Werth für v^2 ein, so haben wir:

$$d\eta = {}^1/_2\ \mathrm{m} \cdot dx \cdot F\left(\frac{du}{dt}\right) \quad \text{. . . . . 4)}$$

Somit wären wir zu einem Ausdruck für die in dem Moment t in einem Element herrschende Erregung gelangt. Wir wollen diese Erregung eine Differential-Erregung nennen, weil sie uns nur die eines Elementes angiebt. Wir wollen nun jetzt einen Ausdruck für die Gesammterregung suchen, welche zu einer gegebenen Zeit in der ganzen, von einer Reizwelle eingenommenen Strecke der Faser herrscht. In der Reizwelle mno (Fig. 4) betrachten wir die Länge der Faser als Abcisse, die wir x nennen, und die Höhen der Reizwelle u als Ordinate. Wir verlegen den Nullpunkt des Coordinatensystems am bequemsten in den Punkt m, und bezeichnen von hier aus die Länge der Faser mit x. Für die Länge einer Reizwelle im Nerven wird $x = \lambda$, und im Muskel $x = \Lambda$. Wir haben bisher die Veränderung der Reizwellenhöhe u in einem gegebenen Element nur in Bezug auf die Zeit betrachtet. Wenn wir nun aber für einen Zeitmoment t,

diese Veränderung für alle innerhalb der Reizwelle gelegenen Elemente ausdrücken wollen, so müssen wir die Veränderung von u in Bezug auf die Abcisse x feststellen. Nun können wir annehmen, dass die Reizwelle sich in der Faser mit annähernd gleichförmiger Geschwindigkeit fortpflanzt, wenigstens innerhalb der Länge einer Reizwelle. Wir können daher den von der Reizwelle in der Faser zurückgelegten Weg x der dazu nöthigen Zeit t proportional setzen.

Nehmen wir also an, dass $x = \alpha \cdot t$ sei, indem die Constante α die Fortpflanzungsgeschwindigkeit bedeutet, so können wir $\frac{du}{dt} = \alpha \cdot \frac{du}{dx}$ setzen. In der That haben wir bei Betrachtung der Vorgänge, die in Fig. 21 u. 22 dargestellt sind, die stillschweigende Annahme gemacht, dass $\frac{du}{dt}$ und $\frac{du}{dx}$ einander proportional seien. Denn wir haben angenommen, dass die daselbst für einen bestimmten Moment dargestellten Reizwellen sich in der Richtung des Pfeiles verschieben. Für das Element dM_1 hat $\frac{du}{dx}$ und das entsprechende $\frac{du}{dt}$ einen positiven Werth, für das Element dM sind beide gleich Null.

Wir können also nun in die Formel 4):

$$d\eta = {}^1/_2\ \mathrm{m} \cdot dx \cdot F\left(\frac{du}{dt}\right),$$

für $\frac{du}{dt}$ den Werth $\alpha \cdot \frac{du}{dx}$ einsetzen,

und wir erhalten daher:

$$d\eta = {}^1/_2\ \mathrm{m} \cdot F\left(\alpha \frac{du}{dx}\right) dx \quad \ldots \quad 5)$$

Dieser Ausdruck für $d\eta$ giebt uns nun den Werth für die Differentialerregung eines jeden Elementes der Faser innerhalb der Reizwelle $m\,n\,o$. Wir wissen, dass $\frac{du}{dt}$ also auch $\frac{du}{dx}$ Null ist, wenn u das Maximum erreicht hat, wir wissen ferner, dass $F\left(\frac{du}{dt}\right) = F\left(\alpha \cdot \frac{du}{dx}\right)$ Null werden, wenn $\frac{du}{dt} = \alpha \cdot \frac{du}{dx}$ Null werden. Es geht also daraus hervor, dass die Differential-Erregung Null ist in einem Element, in welchem die negative Schwankung ihr Maximum erreicht hat.

Wir wollen nun einen Ausdruck für die Gesammt-Erregung, welche in der ganzen von der Reizwelle eingenommenen Strecke $m\,o$ herrscht,

aufstellen. Diese Gesammterregung ist offenbar die Summe aller lebendigen Kräfte, welche in dem betrachteten Momente in der Faser vorhanden sind, und wir erhalten diese Summe, wenn wir alle Werthe von $d\eta$ von allen in der Reizwelle gelegenen Elementen summiren.

Wir wollen daher die Summe, d. h. die Gesammterregung der Faser gleich η setzen, so haben wir die linke Seite der Formel 5) zu integriren und zwar zwischen den Grenzen $x = o$ und $x = \lambda$, der Reizwellenlänge und wenn wir die bisherigen Bezeichnungen für die Nervenfaser beibehalten, so haben wir für die Gesammterregung innerhalb der Reizwelle einer Nervenfaser den Ausdruck:

$$\eta = {}^1/_2 \int_0^\lambda m \cdot F\left(\alpha \cdot \frac{du}{dx}\right) dx \cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad 6)$$

Für die Muskelfaser sei zum Unterschiede die Gesammterregung innerhalb einer Reizwelle gleich H, die Höhe der Reizwelle sei U, die Masse der Moleküle in der Einheit der Länge sei M, u β sei die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle. Dann haben wir für die Muskelfaser den entsprechenden Ausdruck:

$$H = {}^1/_2 \int_0^A M \cdot F\left(\beta \cdot \frac{dU}{dx}\right) dx \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad 7)$$

In diesen Formeln 6) und 7) haben wir unter dem Integralzeichen einen Ausdruck, welcher die Funktion F enthält. Wir haben vorausgesetzt, dass diese Funktion für die Nervenfaser wie für die Muskelfaser ein und dieselbe sei, da wir gesehen haben, dass in beiden die negative Schwankung übereinstimmende Eigenschaften hat. Um das Integral zu lösen, müsste diese Funktion zunächst bekannt sein und zweitens müssten wir den Werth $\frac{du}{dx}$ kennen, d. h. es müsste uns die Gleichung $u = \varphi(x)$ gegeben sein, welche den Verlauf der Reizwelle ausdrückt. Es würde nicht unmöglich sein, diese letzte Gleichung durch die Beobachtung mit verbesserten Hülfsmitteln festzustellen.

§. 16. Unterschied der Erregung in der Muskel- und Nerverfaser.

Die Erregung in der Nervenfaser und Muskelfaser erscheint uns bisher als ein analoger Vorgang. Denn Beide lassen sich unter das-

selbe Gesetz zusammenfassen, welches durch die Formeln 6) und 7) ausgedrückt wird.

Bisher haben wir daher die Vorgänge im Muskel und Nerven als identische behandelt. Aber wir wissen, dass dies keineswegs der Fall ist, wir wissen, dass im Nerven die Erregung ohne ein Zeichen mechanischer Veränderung, dem Auge unsichtbar, abläuft, während im Muskel der wunderbare Vorgang der Contraktion mit der Erregung verbunden ist. Wir wissen ferner, dass der Muskel nicht nur mechanische Arbeit leistet, sondern auch Wärme produzirt, während im Nerven keine merkliche Wärmemenge bei der Erregung erzeugt wird.

Um diese Erscheinungen aus unserer Theorie zu erklären, müssen wir einen kurzen Rückblick auf die Entwicklung thun, der wir gefolgt sind.

Wir haben aus unserer Beobachtung zunächst den Schluss gezogen, dass die Reizwelle, welche den Verlauf der negativen Schwankung darstellt, uns das Bild der stattfindenden Erregung wiedergiebt. Wir sind dann ferner zu der Annahme gelangt, dass die negative Schwankung erzeugt werde, durch eine molekulare Veränderung der Faser, welche in einer gesetzmässig erfolgenden Schwingung der Moleküle besteht. Diese Schwingung der Moleküle haben wir als den elementaren Vorgang betrachtet, den wir Erregung nennen. Wir haben alsdann angenommen, dass die Intensität der Erregung der lebendigen Kraft gleich sei, welche die Moleküle der Faser besitzen. Wenn wir daher in der Nervenfaser, Fig. 4, die Reizwelle $m\,n\,o$ betrachten, so befinden sich in der Strecke $m\,o$ der Faser, die Moleküle in Schwingung begriffen. In verschiedenen Elementen der Faser ist die Geschwindigkeit der Moleküle eine verschiedene. Im aufsteigenden Theile der Reizwelle ist die Geschwindigkeit der Moleküle am grössten und positiv, nimmt zum Maximum n hin schnell zu Null ab und wird im absteigenden Theil negativ, um schliesslich in o wieder Null zu erreichen. Die lebendige Kraft der Moleküle wird daher in den verschiedenen Elementen der Reizwelle auch verschieden sein. Indem wir nun die lebendigen Kräfte in allen Elementen der Reizwelle summirten, erhielten wir die ganze in einer Reizwelle entwikkelte Kraft der Erregung, welche in Formel 6) für die Nervenfaser ausgedrückt ist.

Wir wollen der Kürze halber die Summe der lebendigen Kräfte in einer Reizwelle der Nervenfaser mit S bezeichnen und wollen uns

die Frage vorlegen, wie sich diese Summe bei der Fortpflanzung der Erregung im Nerven verändert.

Um diese Frage zu beantworten, müssen wir uns wieder zur Betrachtung der negativen Schwankung zurückwenden. Du Bois-Reymond hat bereits untersucht, welchen Einfluss die Entfernung der gereizten Stelle des Nerven von der abgeleiteten auf die Stärke der negativen Schwankung ausübt. Es stellte sich heraus, dass hierbei keine Abnahme derselben in dem Grade eintritt, wie sie der Electrotonus mit der Entfernung der polarisirenden Electroden zeigt. Man kann daher von einer weit entfernten Nervenstelle aus noch ziemlich starke negative Schwankung erzeugen. Im Allgemeinen aber zeigte sich, dass, wenn das entfernte Ende des Nerven gereizt wurde, die Schwankung schwächer war, als die, welche durch Reizung einer näher den Bäuschen gelegenen Stelle entstand. Hiermit im Widerspruch stand die von Pflüger zuerst mit Sicherheit nachgewiesene Thatsache, dass geschwache Reize um so stärker erregend wirken, je weiter die gereizte Stelle vom Muskel entfernt ist. Diess ist jedoch, wie man weiss, nur beim ganz frischen Nerven der Fall und Pflüger giebt an, dass er auch an frischen Nerven bei Reizung einer von den ableitenden Bäuschen entfernten Stelle mit schwachen Inductionsströmen negative Schwankung beobachtet habe, während bei der Reizung einer nahen Stelle dieselbe nicht eintrat. Pflüger hat diese Beobachtungen als einen Beweis für die Annahme angesehen, dass die Erregung bei ihrer Fortpflanzung durch den Nerven an Stärke zunehme. Heidenhain hat indessen gezeigt, dass an frischen Nerven die Erregbarkeit zunimmt mit der Annäherung an den freien Querschnitt des Nerven und dass jeder angelegte Querschnitt in beliebiger Entfernung vom Muskel die Erregbarkeit des Nerven in seiner Nähe steigert. Zum grossen Theil beruht also die stärkere Wirkung der Reizung an der centralen Stelle des Nerven auf der Nähe des Querschnitts und es sind bisher keine Versuche darüber angestellt, ob am unversehrten Nerven die Reizung einer centralen Stelle stärker erregt als die Reizung einer peripherischen Stelle.

Wir müssen es daher auch als zweifelhaft betrachten, dass die negative Schwankung bei ihrer Fortpflanzung im unversehrten Nerven an Stärke zunehme. Denn die Beobachtung von Pflüger, welche für diese Ansicht spricht, lässt sich ebenfalls durch die Wirkung des Querschnitts erklären. Das entgegengesetzte Resultat aber, die Ab-

nahme der negativen Schwankung mit der Entfernung der gereizten von der abgeleiteten Stelle, lässt sich wohl ebenfalls auf die Wirkung des Querschnitts zurückführen, insofern der Nerv vom Querschnitt aus abstirbt und nach der erhöhten Erregbarkeit am centralen Ende sehr bald der Zustand verminderter Erregbarkeit eintritt. Meistentheils wird man daher von einer dem Querschnitt näheren Stelle des Nerven eine schwächere negative Schwankung erhalten als von einer Stelle, welche der Mitte des Nerven näher liegt. In den Versuchen, welche im Abschnitt I. angeführt sind, ist dies auch immer der Fall gewesen. Diess beweist indessen nichts für den unverschrten Nerven, der nicht durch Anlegung eines Querschnitts alterirt ist und wir werden wohl das Richtige treffen, wenn wir annehmen, dass die Wahrheit in der Mitte liegt, dass nämlich die negative Schwankung bei ihrer Fortpflanzung in unverschrten Nerven sich in ihrer Stärke gleich bleibt. Eine wichtige Thatsache können wir anführen, welche dieser Behauptung zur Stütze dient. Du Bois-Reymond hat bekanntlich für den Nerven die Thatsache festgestellt, dass bei Ableitung zweier symmetrischer Punkte des Längsschnittes am Nerven, die keinen Strom geben, auch die Reizung des Nerven keine Ablenkungen weder in der einen noch andern Richtung erzeugt. Die symmetrischen Punkte des Nerven können eine ziemliche Entfernung von einander haben, ohne dass eine electromotorische Wirkung beim Tetanisiren eintritt. Wenn wir nun den abgeleiteten symmetrischen Punkten eine gegenseitige Entfernung geben, die grösser ist als die Länge einer halben Reizwelle, so wird, wenn die Reizwelle sich in der Richtung von Punkt 1 nach 2 fortpflanzt, zuerst das Maximum derselben am Punkt 1 stehen bevor noch Punkt 2 von der Reizwelle erreicht ist und später wird das Maximum sich im Punkte 2 befinden, nachdem die Reizwelle den Punkt 1 bereits verlassen hat. Diese Bedingung würde ungefähr bei 10 mm. Entfernung der Punkte 1 und 2 bereits vorhanden sein. Nun entsteht nach den Auseinandersetzungen des § 10 Abschnitt II. ein Strom in der Richtung 1—2, wenn die Reizwelle über 1 steht, und ein Strom in der Richtung 2—1, wenn die Reizwelle über 2 steht. Da nun nach Aussage des Versuchs am Nerven keine Ablenkung bei der Reizung eintritt, so schliessen wir daraus, dass die beiden entgegengesetzt gerichteten Ströme einander gleich sind. Die negative Schwankung behält also bei ihrer Fortpflanzung im Nerven dieselbe Stärke, denn würde sie zunehmen, so müsste bei dem Versuch ein Strom in der Richtung

2—1 entstehen, würde sie abnehmen, so müsste ein Strom in der Richtung 1—2 entstehen.

Wir werden also der Wahrheit am nächsten kommen, wenn wir annehmen, dass die negative Schwankung bei ihrer Fortpflanzung im unversehrten Nerven an Stärke gleich bleibt. Eine Reizwelle *m n o* im Nerven (Fig. 4) behält bei ihrer Fortpflanzung im wesentlichen dasselbe Integral d. h. denselben Flächeninhalt, den die Curve *m n o* mit der Abcisse einschliesst. Zum mindesten können wir auch dem entsprechend annehmen, dass die Intensität der Erregung bei der Fortpflanzung im Nerven nicht abnimmt. Es bleibt die Summe der lebendigen Kräfte in der im Nerven sich fortpflanzenden Reizwelle ein und dieselbe. An eine Stelle 1 besitze die Reizwelle eine Summe lebendiger Kraft gleich S_1 und nachdem sich die Reizwelle zur Stelle 2 fortgepflanzt hat, sei die Summe ihrer lebendigen Kraft gleich S_2, so findet immer die Gleichung statt: $S_1 - S_2 = 0$.

Ganz anders verhalten sich die Dinge im Muskel. In der Muskelfaser nimmt nach unsern Versuchen im Abschnitt II die Reizwelle mit der Fortpflanzung an Höhe ab. Die negative Schwankung wird schwächer je weiter sie sich fortpflanzt. Dies ist ein sehr wesentlicher Unterschied zwichen dem Erregungvorgang im Nerven und im Muskel, und wir müssen annehmen, dass derselbe in engster Beziehung zu dem Unterschied der Funktionen beider Organe steht.

Aus der Abnahme der Höhe der Reizwelle in der Muskelfaser müssen wir nach unsern obigen Auseinandersetzungen den Schluss ziehen, dass die lebendige Kraft der Moleküle, welche sich innerhalb der Reizwelle in Bewegung befinden, nicht gleich bleibt. Denn wenn wir eine Reizwelle 1 haben und die Höhe derselben U_1 nennen, so ist die Gesammterregung H gleich der Summe der lebendigen Kräfte aller Moleküle, die wir Σ nennen wollen. Nach Formel 7 ist

$$\Sigma = {}^1/_2 \int_0^A M \cdot F \left(\beta \cdot \frac{dU_1}{dx} \right) dx$$

Wenn nun die Reizwelle sich um eine Strecke x fortgepflanzt hat und wir die Höhe der Reizwelle 2 mit U_2 bezeichnen, so ist jeder Werth von U_2 kleiner als der entsprechende Werth von U_1. Die Erregung der Reizwelle 2 oder die Summe der in ihr herrschenden lebendigen Kraft sei:

$$\Sigma_2 = \frac{1}{2} \int_0^A M \cdot F \left(\beta \cdot \frac{dU_2}{dx}\right) dx.$$

Es ist daher $\Sigma_1 > \Sigma_2$, d. h. die lebendige Kraft der Reizwelle hat bei der Fortpflanzung um eine Grösse abgenommen. Setzen wir:

$$\Sigma_1 - \Sigma_2 = A,$$

und nehmen wir an, dass M in der ganzen Faser constant bleibe, so können wir setzen:

$$A = M \cdot \frac{1}{2} \int_0^A \left[F\left(\beta \cdot \frac{dU_1}{dx}\right) dx - F\left(\beta \cdot \frac{dU_2}{dx}\right) dx\right]$$

§ 17. Entstehung von Arbeit und Wärme im Muskel.

Es besteht, wie wir auseinandergesetzt haben, zwischen der Erregung im Nerv und Muskel der fundamentale Unterschied, dass die Reizwelle des Nerven bei der Fortpflanzung dieselbe Summe lebendiger Kraft behält, während die Reizwelle im Muskel an lebendiger Kraft abnimmt.

Wir müssen uns nun die Frage vorlegen, welche Bedeutung diesem Unterschiede zukommt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass dieser Unterschied mit der verschiedenartigen Thätigkeit dieser Organe im Zusammhang steht, denn die Thätigkeit des Nerven besteht nur darin, Erregung zu leiten, die Thätigkeit des Muskels besteht ausserdem noch darin, die geleitete Erregung in Arbeit zu verwandeln. Kurzum, der Muskel leistet Arbeit, der Nerv nicht, — dies ist der fundamentale Unterschied im Erregungsvorgange beider Organe, den wir in's Auge zu fassen haben.

Wenn in der Nervenfaser eine Reizwelle 1 sich um eine Strecke x fortgepflanzt hat und wir nun eine Reizwelle 2 in der Entfernung x haben, so ist die Summe der lebendigen Kraft S_1, welche in der Reizwelle 1 enthalten war, gleich der Summe der lebendigen Kraft S_2, welche in der Reizwelle 2 vorhanden ist. Auf dem Wege x hat also die Reizwelle an lebendiger Kraft Nichts verloren, und alle lebendige Kraft, welche in der Reizwelle 1 enthalten war, finden wir in der Reizwelle 2 wieder.

Wenn nun in einem gegebenen System materieller Punkte —

und als solches können wir die Nervenfaser betrachten — die Summe der lebendigen Kräfte dieselbe geblieben ist, so ist nach den Begriffen der Mechanik keine Arbeit geleistet worden. Da nun die Reizwelle eine Strecke x in der Faser zurückgelegt hat, ohne an lebendiger Kraft zu verlieren, so hat sich auf diesem Wege kein Theil von der lebendigen Kraft in Arbeit verwandelt. *Die Nervenfaser leistet bei ihrer Thätigkeit keine Arbeit.*

Dass die Nervenfaser im Zustande der Erregung keine mechanische Arbeit leistet, ergiebt der Augenschein. Ausserdem ist durch Versuche von *Helmholtz* festgestellt, *dass bei der Erregung des Nerven auch keine Wärme erzeugt wird.* Diese Thatsache erklärt sich nunmehr aus dem Verhalten der Reizwelle des Nerven. Denn da dieselbe bei der Fortpflanzung Nichts an lebendiger Kraft verliert, so kann auch in der zurückgelegten Strecke keine Wärme entstanden sein. Doch müssen wir hinzufügen, dass im ausgeschnittenen Nerven die Reizwelle allerdings am angelegten Querschnitt verschwindet, ihre lebendige Kraft also auf Null herabsinkt. Folglich muss daselbst eine dieser lebendigen Kraft entsprechende Wärmemenge auftreten.

Ganz anders ist das Schicksal der Erregung im Muskel. In dem Muskel entsteht bei der Erregung erstens *mechanische Arbeit* und zweitens *Wärme*. Die ganze lebendige Kraft, welche beim Erregungsvorgange entwickelt wird, verwandelt sich in sichtbare Bewegung und Wärmebewegung. *Die lebendige Kraft der Reizwelle ist es also, aus welcher die mechanische Arbeit und die Wärme im Muskel entsteht.* Hieraus erklären sich nun die zeitlichen Beziehungen zwischen negativer Schwankung und der Contraktion des Muskels auf das Vollkommenste. Bevor ein Element der Muskelfaser sich contrahirt, ist in ihm der Vorgang der negativen Schwankung abgelaufen. Zwischen negativer Schwankung und Beginn der Contraktion liegt für jedes einzelne Element das Stadium der latenten Reizung, und wir können nunmehr den Satz aussprechen: *„Das Stadium der latenten Reizung ist diejenige Zeit, welche dazu dient, um lebendige Kraft der Reizwelle in mechanische Arbeit umzusetzen."*

Ausser der mechanischen Arbeit entwickelt der Muskel bei der Thätigkeit auch Wärme. Ob diese Wärme schon im Stadium der latenten Reizung entsteht oder sich erst gleichzeitig mit dem Eintreten der Contraktion entwickelt, ist bisher nicht entschieden.

Wir wollen nun betrachten, woraus sich diese Entwicklung von mechanischer Arbeit und Wärme im Muskel ableiten lässt. Während die Reizwelle im Nerven bei der Fortpflanzung dieselbe Höhe behält, nimmt die Höhe der Reizwelle im Muskel mit der Fortpflanzung stetig ab. Hat sich eine Reizwelle 1 in der Muskelfaser um eine Strecke x fortgepflanzt, so ist die Reizwelle 2 in dieser Entfernung x niedriger als 1, also die lebendige Kraft Σ_1 grösser als die lebendige Kraft Σ_2. Die Differenz $\Sigma_1 - \Sigma_2$ ist also der Verlust der Reizwelle an lebendiger Kraft auf dem Wege x. Dieser Verlust an lebendiger Kraft muss in Arbeit verwandelt sein, welche als mechanische Arbeit und als Wärme zur Erscheinung kommt.

So sehen wir, dass das Verhalten der Reizwelle im Nerven und Muskel mit den Funktionen dieser Organe auf das Engste verknüpft ist. Im Nerven ändert sich die Höhe der Reizwelle nicht, weil der Nerv keine Arbeit leistet, die Arbeitsleistung des Muskels dagegen ist bedingt durch das Kleinerwerden der Reizwelle in demselben.

Wenn der Verlust an lebendiger Kraft in der Reizwelle auf dem Wege x gleich $\Sigma_1 - \Sigma_2$ ist, so wollen wir die daraus entstandene mechanische Arbeit a und die entstandene Wärmemenge w nennen. Wir haben somit die Gleichung:

$$a + w = \Sigma_1 - \Sigma_2$$

also auch:

$$a + w = \frac{M}{2} \int_0^{A} \left[F\left(\beta \frac{dU_1}{dx} \right) dx - F\left(\beta \frac{dU_2}{dx} \right) dx \right]$$

Wenn nun in der Muskelfaser die Reizwelle sich fortpflanzt, so wissen wir, dass sie schliesslich entweder am künstlichen Querschnitt oder im unverletzten Muskel am natürlichen Querschnitt an der Sehne verschwindet. Die Art und Weise wie dieser Prozess an der Sehne vor sich geht, ist uns noch unbekannt. Es muss daher späteren Versuchen noch vorbehalten bleiben, die nach den von uns angegebenen Methoden anzustellen sind, in welcher Weise die Reizwelle des Muskels am Sehnenende zeitlich abläuft. Welcher Art aber auch dieser Vorgang sein mag, so ist es unzweifelhaft, dass schliesslich die ganze lebendige Kraft der Reizwelle verschwindet, indem sie immer kleiner wird. Es muss also schliesslich die ganze lebendige Kraft der Reiz-

welle in mechanische Arbeit und Wärme verwandelt sein. Nennen wir die variable Höhe der ursprünglich erregten Reizwelle U und die Summe der lebendigen Kraft in derselben Σ_1 die ganze geleistete mechanische Arbeit a und die ganze producirte Wärmemenge w, so ist:

$$8) \quad \ldots \quad a + w = \Sigma = \frac{M}{2} \int_0^A F\left(\beta \frac{dU}{dx}\right) dx$$

Denn in diesem Falle wird $U_2 = 0$.

§. 18 Verhalten der negativen Schwankung und der Arbeit des Muskels zu einander.

Durch Versuche von Hrn. S. Lamansky *), welche im Laboratorium zu Heidelberg mit Hülfe des Differential-Rheotoms ausgeführt sind, ist ermittelt worden, in welcher Weise bei wechselnder Belastung des Muskels die negative Schwankung sich ändert. Diese Versuche sind am M. Gastrocnemius des Frosches, dessen Nerv gereizt wurde, angestellt und man erhielt daher übereinstimmend mit den Versuchen von S. Mayer eine Schwankungscurve, welche aus einem vorangehenden negativen und einem nachfolgenden positiven Theile bestand. Beide sind das Zeichen der Reizwelle und wenn beide zunehmen oder abnehmen, so werden wir daraus auf eine Zunahme oder Abnahme der Reizwelle schliessen können. Nun ergab sich, dass mit zunehmender Belastung die Schwankung des Muskelstromes stärker wurde, ganz in derselben Weise wie in den Versuchen von Ed. Weber die Arbeit des Muskels mit wachsender Belastung wächst. Daraus geht nun zunächst hervor, dass die Summe von lebendiger Kraft, welche bei der Erregung des Muskels durch den Nerven ausgelöst wird, abhängig ist von dem Spannungszustande der Muskelfaser. Je stärker die Faser gespannt ist, um so grösser ist die durch denselben Nervenreiz in ihr ausgelöste Summe von lebendiger Kraft. Denn da wir sehen, dass die Höhen U der Reizwelle mit wachsender Belastung wachsen, so wächst auch mit den Werthen von U in der Formel 8) der Werth unter dem Integralzeichen, also auch Σ_1 die Summe der lebendigen Kräfte der Reizwelle.

---

*) Pflügers Archiv. 1870. S. 193.

Daher sehen wir denn, da $\Sigma = a + w$ ist, dass nicht allein die Arbeit des Muskels nach den Versuchen von Weber, sondern dass nach Versuchen von Heidenhain auch die entwickelte Wärme im Muskel mit der Belastung desselben bei der Contraktion zunimmt. Freilich war die von Heidenhain gemessene Temperaturerhöhung im Muskel bei der Contraktion, worauf Fick schon aufmerksam gemacht hat, zu gross, weil der Muskel in diesen Versuchen durch dasselbe Gewicht, das er gehoben, wieder ausgedehnt wurde. In solchen Versuchen entsprach daher die ganze Wärmemenge, welche entstand, der ganzen im Muskel ausgelösten Summe von lebendiger Kraft, weil die geleistete mechanische Arbeit sich beim Herabsinken des Gewichtes wieder in Wärme verwandelte. Es ist aber trotzdem sehr wahrscheinlich, dass, wenn die Summe der lebendigen Kräfte grösser wird, in der Formel $\Sigma = a + w$ nicht nur a die Arbeit, sondern auch w die Wärme grösser wird.

In den Ueberlastungsversuchen fand Heidenhain, dass mit zunehmendem Gewicht auch die entwickelte Wärmemenge zunehme. Indessen wurde in diesen Versuchen nicht die ganze Wärmemenge gemessen, weil beim Herabfallen des Gewichtes ein Theil der Wärme, welche durch den Stoss gegen den Unterstützungspunkt entsteht, ausserhalb des Muskels zum Vorschein kommt. In diesen Versuchen müsste man also entweder auch die Wärme messen, welche in dem vom Muskel in Bewegung gesetzten Apparat entsteht, — was, wie man einsieht, grosse Schwierigkeiten haben würde — oder man muss nach dem Vorschlage von Fick es verhindern, dass das gehobene Gewicht wieder herabfällt. Bei einer solchen Einrichtung ist aber vielleicht auch die in den beweglichen Theilen des Apparates durch Reibung erzeugte Wärme nicht ganz zu vernachlässigen.

Die Versuche von Lamansky geben nun auf die vorliegende Frage eine ganz präcise Antwort. Denn es stellte sich heraus, dass bei der Ueberlastung des Muskels die Höhe der Schwankungscurve, also die Höhe der Reizwelle, dieselbe blieb, wie gross auch die Belastung des Muskels gewählt wurde. Dieses Resultat liess sich schon desshalb voraussehen, weil wir vorher wussten, dass der ganze Process der Stromesschwankung im Muskel noch in das Stadium der latenten Reizung hineinfällt und dass bei der Ueberlastung wegen der Verlängerung dieses Stadiums dies um so mehr der Fall sein muss. Es konnte also — um mich so auszudrücken — der Muskel unmög-

lich vorher wissen, welches Gewicht er nach dem Ablauf der latenten Reizung heben würde. Die negative Schwankung läuft in denselben ab, bevor noch das Gewicht von seinem Unterstützungspunkte gehoben ist und es kann daher die Grösse dieses Gewichtes auf die Grösse der Schwankung von keinem Einflusse sein.

Daraus geht denn hervor, dass bei der Ueberlastung die Summe der im Muskel durch denselben Reiz erregten lebendigen Kräfte eine constante ist.

§. 19. Erklärung der Summation der Reize.

Es ist zuerst von Helmholtz festgestellt worden, dass das Zuckungsmaximum eines Muskels, welches durch einen starken Inductionsstrom erzeugt wird, durch zwei schnell aufeinanderfolgende Ströme vergrössert werden kann.*)

Fällt die Zwischenzeit der beiden Ströme in den Zeitraum einer Zuckung, so setzt sich eine zweite Zuckung auf die erste auf. Aber auch wenn die Zwischenzeit der beiden Ströme noch in das Stadium der latenten Reizung fällt, findet eine Verstärkung der Maximalzuckung statt. Diese Thatsache ist auch an menschlichen Muskeln in den Versuchen von Helmholtz und Baxt**) bestätigt worden und übereinstimmend mit den früheren Versuchen an Fröschen ergab sich, dass bei einer Zwischenzeit von $^1/_{500}$ Secunde die Summation anfing, die maximale Zuckung ein wenig zu verstärken und dass bei einer Zwichenzeit von $^1/_{300}$ Sekunde die verstärkende Wirkung der Summation schon in bedeutendem Grade vorhanden war.

In diesen Versuchen ist nun durchgehend die Reizung vom Nerven aus geschehen. Doch es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Ursache der Erscheinung nicht im Nerven, sondern im Muskel gelegen ist. Denn man würde sicherlich zu demselben Resultate gelangen, wenn man dieselben Versuche an curarisirten Muskeln wiederholen würde, was, soviel ich weiss, bis jetzt noch nicht geschehen ist.

Man erkennt nun sicherlich auf den ersten Blick, dass die zeitlichen Verhältnisse der summirten Reize mit dem Verlauf der Reizwelle im Muskel zusammenhängen. Denn es kann kein Zufall sein, dass die Zwischenzeit von $^1/_{300}$ Secunde, bei welcher die Summation

---

*) Monatsbericht der Berl. Akad. 1854. S. 328.

**) Monatsbericht der Berl. Akad. 1870. S. 189.

schon zur vollen Wirkung kommt, sehr nahe mit der Dauer der negativen Schwankung im Muskel zusammenfällt; und es ist ferner zu beachten, dass die Wirkung der Summation verschwindet, wenn die Zwischenzeit der Reize beträchtlich unter die Dauer der negativen Schwankung sinkt. Bei einer Zwischenzeit von $^1/_{500}$ Secunde, die ungefähr die halbe Dauer der negativen Schwankung beträgt, ist eben die erste Spur einer Verstärkung der Maximalzuckung durch das Experiment bemerkbar.

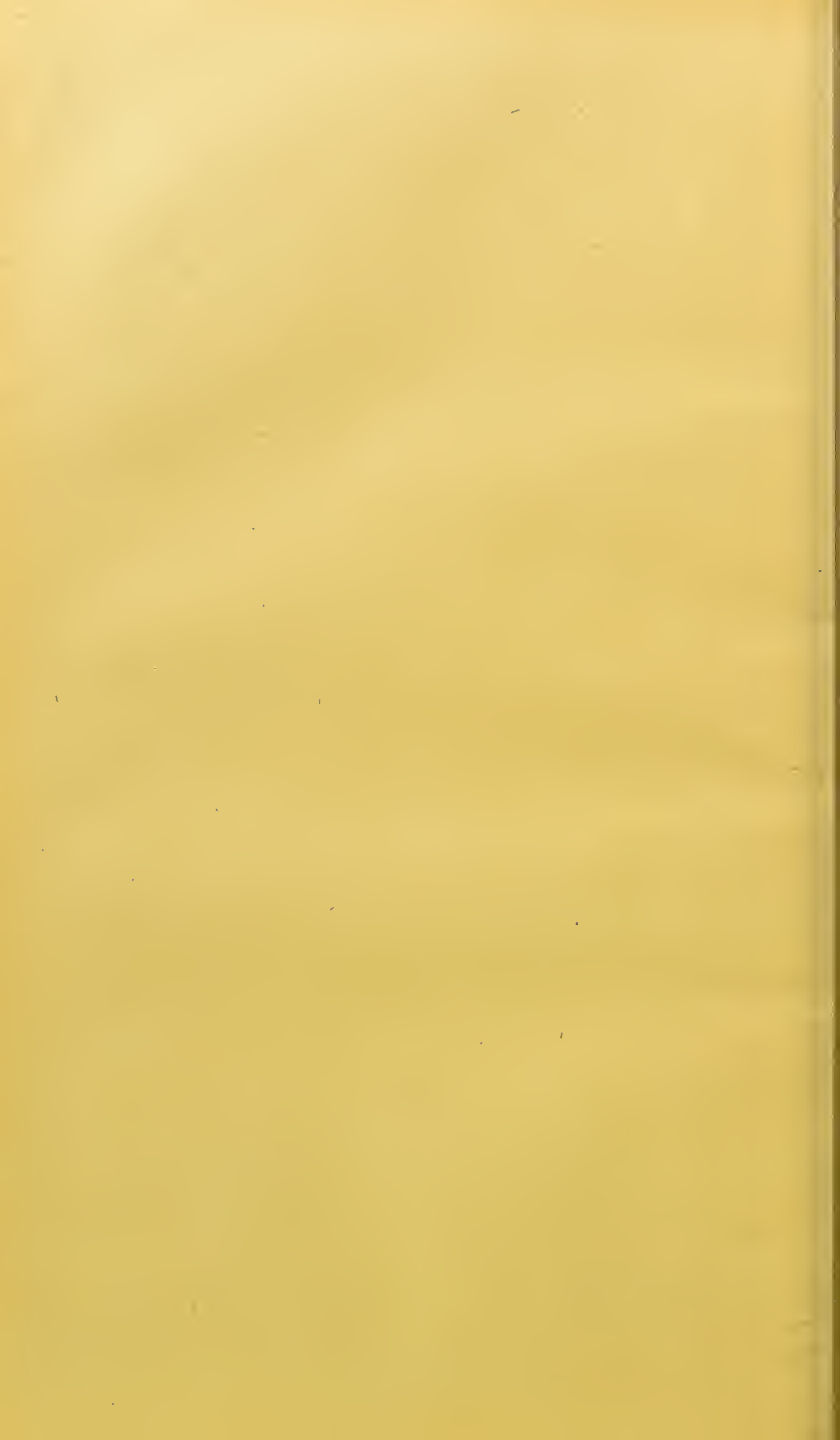
Wenn nun zwei Reize schnell hintereinander den Muskel treffen, so gilt davon ganz dasselbe, was wir oben von den schnellfolgenden Reizen auseinandergesetzt haben. Sobald die Zwischenzeit der Reize kleiner wird als die Dauer einer negativen Schwankung, so beginnen die Reizwellen übereinander zu fallen. Nun wissen wir, dass die lebendigen Kräfte in der Reizwelle abhängig sind, von $F\left(\beta\frac{dU}{dt}\cdot\right)$ Die Summe dieser Funktionen wird aber immer kleiner, je mehr die Reizwellen übereinanderfallen, weil die erste Reizwelle nicht bis zu Null herabgesunken ist, wenn die zweite bereits im Entstehen begriffen ist. Liegen aber die beiden Reizwellen nebeneinander, so kommt die doppelte Summe der lebendigen Kraft zur Geltung und dies würde bei einer Zwischenzeit beider Reize von $^1/_{250}$ Secunde vollständig der Fall sein. Würden aber die Reizwellen sehr nahe liegen, so würde der Erfolg derselbe sein, als wenn wir es nur mit einer Reizwelle zu thun hätten.

Ein physikalisches Bild für diesen Vorgang bildet die Bewegung einer durch den unterbrochenen Strom abgelenkten Magnetnadel. Wenn die einzelnen Stromstösse einander periodisch so folgen, dass sie mit den Schwingungen der Nadel isochron sind, so verstärken sie den Ausschlag, es tritt eine Summation in der Bewegung der Nadel ein. Wenn aber die Ströme schneller folgen, so schwächen sie die Bewegung der Nadel und bei einer gewissen Schnelligkeit derselben bleibt die Nadel constant abgelenkt.

§. 20. Schlussbemerkung.

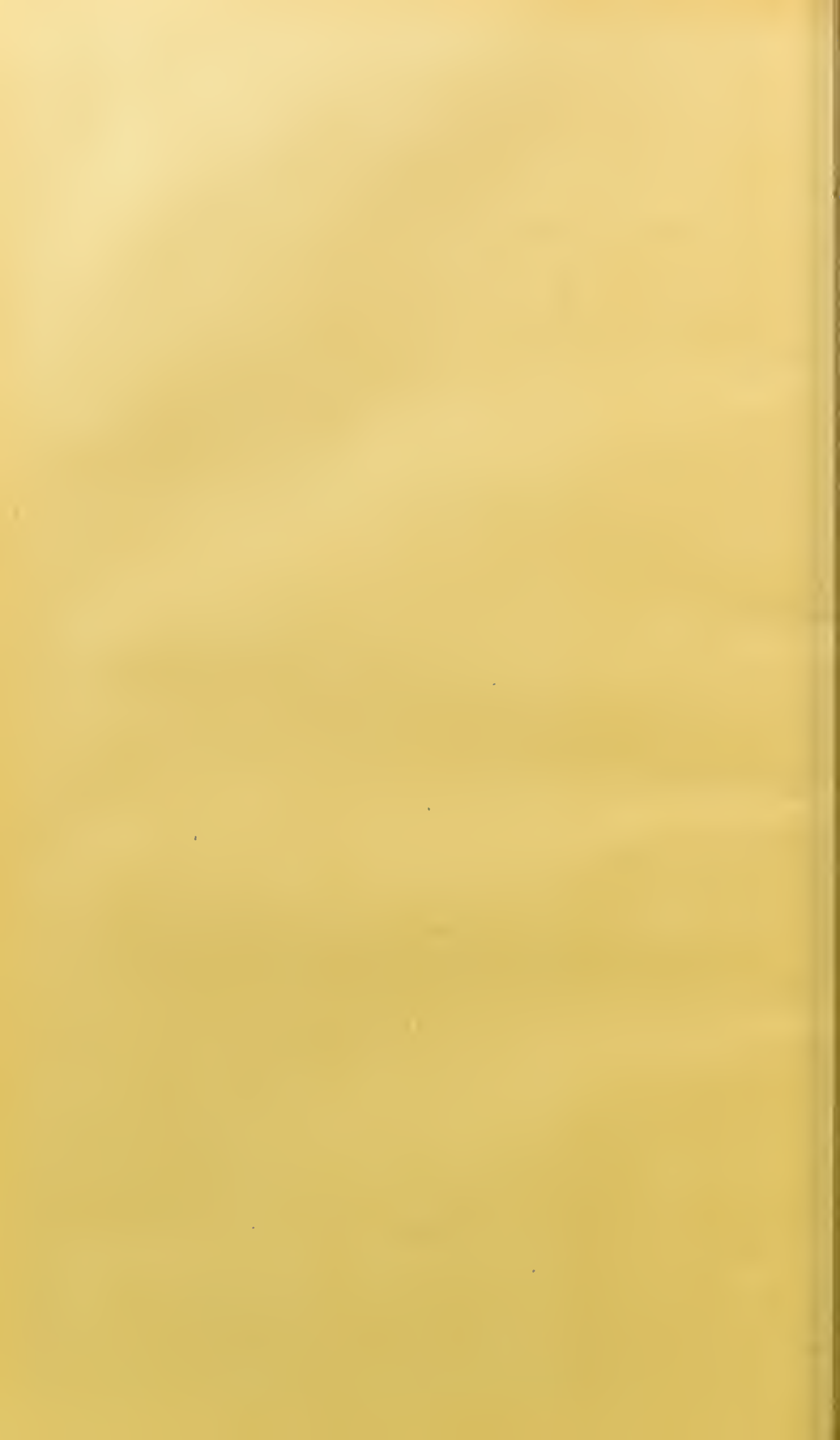
Indem wir nun diesen Abschnitt schliessen, verzichten wir zunächst darauf, weiter gehende Betrachtungen an die erlangten Resultate anzuknüpfen und begnügen uns zunächst damit, das aus den Experimenten erschlossene Gesetz der Erregung durch eine allgemeine

mathematische Form fixirt zu haben. Freilich liegt es ausserordentlich nahe, über den Vorgang der Erregung Hypothesen aufzustellen, welche auf die beobachteten Erscheinungen sich stützen und gleichzeitig fordern anderweitige Thatsachen dazu auf, eine Verbindung zwischen den beobachteten physikalischen Erscheinungen und den mit dem Stoffwechsel der Muskeln und Nerven verbundenen chemischen Vorgängen in diesen Organen herzustellen. Aber indem wir trotzdem in diesen Betrachtungen abbrechen und zwei andere Abschnitte folgen lassen, in welchen wir den Erregungsvorgang in andern Orten des Organismus verfolgen, haben wir die Absicht, das bisher Erlangte erst auf seine weitere Anwendbarkeit zu prüfen.



Abschnitt IV.

Der Erregungsvorgang in den empfindenden Nervencentren.



§. 1. Einleitung.

In keinem Theile der Physiologie treten dem Untersucher soviel praktische und theoretische Schwierigkeiten entgegen, als in dem Gebiete, welches sich mit den Centralorganen des Nervensystems beschäftigt; und dies ist ein Zeichen dafür, dass unsere Methoden, sowohl die anatomischen als auch die physiologischen, der hier vor ihnen stehenden Aufgabe keineswegs gewachsen sind. Wenn man bedenkt, wie ausserordentlich viel Mühe und Arbeit aufgewendet worden ist, um den Verlauf der in das Rückenmark und Gehirn eintretenden Nerven zu verfolgen und die Verbindung ihrer Centren mit andern Centren zu ermitteln, so wird man wohl mit Bewunderung und Achtung vor dem Fleiss und der Beobachtungsgabe so vieler unermüdlicher Untersucher erfüllt, aber wenn man gleichzeitig die Unsicherheit der erlangten Resultate und die vielen Widersprüche, die sich finden, in Betracht zieht, so kommt man zu der Ueberzeugung, dass die anatomische Untersuchung, die bisher erfundenen Methoden der Präparation, die Technik der Histologie und das in letzter Zeit so sehr vervollkommnete Mikroskop allein zur Lösung der gestellten Aufgabe nicht ausreichen, dass aber auch ferner die physiologischen Methoden der Untersuchung, die meistens in Durchschneidung oder Zerstörung und Reizung einzelner Theile bestehen, viel zu roh sind, um der histologischen Forschung in genügender Weise zu Hülfe zu kommen.

Die Untersuchungsmethode, deren wir uns in den vorangegangenen Abschnitten bedient haben, um die Erregungsvorgänge in der Muskel- und Nervenfaser zu verfolgen, ist leider für die Centren des Nervensystems in ihrer jetzigen Gestalt wenig anwendbar. Man kann zwar auch vom Rückenmark des Frosches nach den Angaben von du Bois-Reymond Ströme ableiten, doch sind die durch Reizung oder Einwirkung eines constanten Stromes entstehenden Bewegungserscheinungen so schwach und unsicher, dass sie zu Beobachtungen nicht brauchbar sind.

Wenn uns daher bis jetzt sichere physikalische Methoden fehlen, den Erregungsvorgang in den Centren zu zergliedern, so kennen wir doch namentlich im Gebiete der Sinneswahrnehmungen eine gut untersuchte Anzahl von Thatsachen, welche unsre Aufmerksamkeit darauf hinlenken, dass der Erregungsvorgang in den empfindenden Centren gewissen Gesetzen unterworfen ist, die einen continuirlichen Zusammenhang mit den Processen in der peripherischen Nervenfaser nothwendig erscheinen lassen. Hierdurch gelangen wir zu der Ueberzeugung, dass die Erregung in den empfindenden Centren aus ähnlichen Kräften zusammengesetzt sein muss, wie die in den peripherischen Nerven, und dass daselbst nicht etwa Kräfte sui generis herrschen, welche unsern Begriffen von Kraft incommensurabel sind. Indem wir diese Voraussetzung machen, gehen wir dazu über, dem Erregungsvorgange der Empfindungsnerven in die Centra derselben zu folgen und knüpfen unsere Betrachtungen an sicher festgestellte Thatsachen aus dem Gebiete des Tastsinnes an.

§. 2. Die Empfindungskreise.

Zu den merkwürdigsten Eigenschaften unseres Sensoriums gehört unstreitig das Vermögen, die Empfindungen auf der Peripherie unseres Körpers genau zu lokalisiren. Man hat zur Erklärung dieser Thatsache die Annahme gemacht, dass von allen Punkten der empfindenden Oberfläche zum Centrum hin isolirte Bahnen verlaufen, von denen jede an einem bestimmten Punkte des Centrums endet und dorthin die aufgenommene Erregung leitet. So ist jeder Punkt der Oberfläche mit einem Punkte des Centrums leitend verbunden, und wenn letzterem eine Erregung zugeleitet wird, so wissen wir, dass der Reiz an dem entsprechenden Punkte der Peripherie eingewirkt hat.

Die histologischen und physiologischen Thatsachen haben diese Vorstellung im Ganzen gerechtfertigt. Wir wissen, dass die Nervenfasern isolirt zur Oberfläche verlaufen, wissen, dass sie in ihrer Continuität die Erregungen isolirt leiten und wir wissen endlich, dass mindestens ein Theil der sensibeln Nervenfasern in den Hinterhörnern der grauen Rückenmarksubstanz in die dort befindlichen Ganglienzellen einmünden.

Diese Zellen sind also die nächsten Centra für alle von der Peripherie kommenden sensibeln Fasern, und eine jede dieser Zellen entspricht somit dem Endgebiet der in sie eintretenden Nervenfaser auf der Haut. Verbinden wir alle diese Ganglienzellen durch eine

gedachte Fläche, in der sie alle liegen, so stellt diese centrale Fläche eine Abbildung unserer Körperoberfläche dar, indem alle Punkte dieser beiden Flächen durch ein Strahlensystem von Nervenfasern mit einander verbunden sind.

Das Lokalisationsvermögen auf der Haut ist indess nicht so vollkommen, als der Unbefangene glauben möchte. Wir geben zwar den Ort einer Reizung auf den Händen und im Gesicht mit ziemlicher Genauigkeit an, aber an anderen Körpertheilen irren wir uns um gànz bedeutende Strecken. Durch die Versuche von Ernst Heinrich Weber sind die Grenzen des Lokalisationsvermögens für alle Hautparthien durch Aufsetzen von zwei Zirkelspitzen in variabler Entfernung genau bestimmt worden. Sobald die Spitzen so weit genähert sind, dass sie beide als eine Spitze empfunden werden, so ist die gesuchte Grenze erreicht. Dann vermögen wir nicht mehr durch den Lokalsinn die zwei gereizten Punkte auf der Haut von einander zu unterscheiden. Weber hat so die Entfernung der Spitzen für verschiedene Hauttheile gemessen und gefunden, dass sie eine sehr verschiedene Grösse besitzt.

Da diese Entfernungen z. B. am Rücken eine beträchtliche Grösse erreichen, so lässt sich nicht annehmen, dass ein Kreis von so grossem Durchmesser dem Endbezirk einer einzigen Nervenfaser entspreche. Wäre dies der Fall, so müsste ferner die Empfindung einer Spitze plötzlich in die zweier übergehen, wenn man durch Weiterrücken des Zirkels eine Spitze in den Endbezirk der benachbarten Faser überführt. Dies tritt aber nicht ein, vielmehr bleibt die Empfindung einfach.

Um diese merkwürdige Thatsache zu erklären, hat nun Weber die Annahme gemacht, dass die Hautoberfläche in eine Mosaik sehr kleiner Feldchen eingetheilt sei, von denen jedes den Endbezirk einer Nervenfaser vorstelle. Damit aber zwei Eindrücke eine doppelte Empfindung erzeugen, müsse eine gewisse Anzahl unerregter Feldchen zwischen den beiden erregten liegen. Erst dann hätten wir das Bewusstsein, dass zwei verschiedene Punkte auf der Haut gereizt seien, indem wir nach der Zahl der zwischenliegenden ungereizten Felder ihre Entfernung abschätzen.

Diese Felder hat Weber Empfindungskreise genannt. Er nimmt sie sehr klein an, aber um so kleiner je feiner der Ortssinn ist. Leider haben wir für die Entfernung zweier Pnnkte auf der Haut, die soweit genähert sind, bis sie eben in eine Empfindung verschmelzen,

hiernach keinen besonderen Ausdruck. Ich möchte daher vorschlagen, den Mosaikfeldchen jene Bezeichnung zu nehmen, und dafür die genannte Entfernung den Durchmesser eines Empfindungskreises zu nennen. Ich werde daher in Folgendem unter Empfindungskreis den Umfang einer Hautstelle verstehen, innerhalb deren zwei Eindrücke nicht doppelt empfunden werden.

Die sehr treffende Annahme von Weber hat nun sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich. Sie erklärt in der That, wesshalb in einer Hautparthie innerhalb gewisser Grenzen der Durchmesser eines Empfindungskreises nahezu derselbe bleibt, wenn wir die Zirkelspitzen etwas verschieben. Denn wenn die Mosaikfeldchen sehr klein gegen diesen Durchmesser sind, so bleibt ihre Zahl zwischen den Zirkelspitzen beim Verschieben immer dieselbe, wenn die Eindrücke eben noch als gesonderte empfunden werden sollen. Diese Annahme wird nun in dem Nachfolgenden ihre nähere Begründung finden.

§. 3. Anatomische Betrachtung.

Die anatomischen Untersuchungen über die Ausbreitung der sensibeln Nervenfasern in der Haut und über den Verlauf der sensibeln Bahnen im Rückenmark sind leider noch nicht so weit gediehen, dass man mit Sicherheit darauf fussen könnte. Wir wissen, dass eine Zahl von Fasern in den Tastkörperchen (Meissner) ihr Ende erreicht und dass andere mit einem Endkolben (Krause) endigen. Es ist aber nicht sicher erwiesen, ob dies die einzigen Endigungsweisen sensibler Fasern sind. Trotzdem sind wir berechtigt, uns an das bereits Gefundene zu halten und anzunehmen, dass höchst wahrscheinlich alle sensibeln Fasern, die dem Tastsinne dienen, terminal in der Haut endigen.

Wenn wir daher bei der Vorstellung bleiben, dass jede Nervenfaser nur ein ihr entsprechendes Mosaikfeldchen der Haut versorgt, ohne mit der benachbarten Faser in Verbindung zu treten, so müssen wir auch nach dem Gesetz der isolirten Leitung daran festhalten, dass jede Reizung innerhalb eines Mosaikfeldchens nur durch die eine dazu gehörige Nervenfaser fortgeleitet werden kann. In Wirklichkeit ist es vielleicht kaum zu erreichen, selbst beim Aufsetzen der feinsten Spitze auf die Haut nur eine einzige Faser zu erregen, indem durch Nebenumstände noch anderweitige Erregungen im Umkreise des gereizten Punktes stattfinden. Indess dies thut Nichts zur Sache. Es kommt nur darauf an, im Princip festzustellen, dass eine Ueber-

leitung der Erregung von einer Faser auf die andere in der Haut nicht vorkommen kann.

Wir besitzen somit in dem Verhalten der Nervenfasern von der Peripherie bis zum Centrum hin keinen Anhaltspunkt, um die auffallende Thatsache zu erklären, dass wir zwei nah gelegene Eindrücke auf der Haut in einen verschmelzen. Daher bleibt Nichts anderes übrig, als den Grund dieser Erscheinung in dem Centrum selbst zu suchen.

Man hat in der Physiologie längere Zeit der Vorstellung Raum gegeben, dass in der weissen Substanz des Rückenmarks eine Querleitung von einer Faser auf die andere möglich wäre, indem man sich hauptsächlich auf die Marklosigkeit der Rückenmarksfasern stützte. Nach unseren jetzigen Vorstellungen kann dies in keinerlei Weise zugegeben werden. Ein wirkliches Ueberspringen des Erregungsvorganges von einer Nervenfaser auf die andere, mag sie nun markhaltig sein oder nicht, ist undenkbar, da die Erregung in einem molekularen Vorgange besteht, der sich nur in der Continuität der Materie fortpflanzen kann. Ebenso wenig darf man daran denken, dass durch die negative Schwankung in einer Faser die benachbarten Fasern auf sekundärem Wege elektrisch gereizt werden könnten. Bekanntlich ist ein sekundärer Tetanus durch negative Schwankung erzeugt am ausgeschnittenen Froschnerven nicht nachweisbar (du Bois-Reymond), und da die im lebenden Körper vorkommenden Erregungen eine viel schwächere negative Schwankung zeigen, als wir sie künstlich hervorrufen können; so ist es sehr unwahrscheinlich, dass erstere wirksam sein sollten, letztere nicht.

Im Uebrigen erklärt sich das Ausbleiben des secundären Tetanus vom Nerven aus zur Genüge aus der enorm kurzen Dauer der negativen Schwankung. Sie beträgt nach den Versuchen des Abschnitt I 0,0006 – 0,0007" und da der Schwankungsstrom immerhin ein sehr schwacher ist, so erklärt sich das erwähnte Factum aus den Versuchen von A. Fick, nach denen jeder Strom unter einer gewissen Dauer nicht mehr erregend wirkt.

Dass der Schwankungstrom nicht im Stande ist die Nervenfaser zu erregen, scheint mir für den Leitungsvorgang im Körper nicht von Unwichtigkeit zu sein. Denn träte eine Reizung durch diesen Strom ein, so würde die im Nerven ablaufende Reizwelle auf alle Punkte des Nerven erregend wirken und der Nerv sich somit selbst reizen.

Zieht man nun das Angeführte in Betracht, so scheint mir Nichts übrig zu bleiben, als die Ursache der Erscheinung, dass wir zwei auf der Haut nah gelegene Eindrücke in einen verschmelzen, in den als Centra fungirenden Elementen selbst zu suchen. Solchen Centren begegnen wir zunächst in den sensiblen Ganglienzellen des Rückenmarks und es liegt daher am nächsten unsere fernere Betrachtungen an diese anzuknüpfen. Wir wollen daher versuchen, ob es uns gelingt, unter annehmbaren Voraussetzungen über die Natur der Ganglienzellen zu einer befriedigenden Erklärung der in Frage stehenden Thatsache zu gelangen.

§. 4. Verlegung der betrachteten Vorgänge in das Centrum.

Trotz der vielen und mühevollen Arbeiten über die Struktur des Rückenmarks sind wir über den weiteren Verlauf der sensibeln Bahnen, nachdem sie in die Ganglienzellen der Hinterhörner eingetreten sind, noch vollständig im Unklaren. Einige ältere Beobachter wollen Verbindungen der Ganglienzellen untereinander gesehen haben, ja auch Commissuren von einer Seite zur andern und auch solche, durch welche die Zellen der Hinterhörner mit denen der Vorderhörner verbunden seien. Die neueren Untersuchungen haben hiervon wenig bestätigt. Namentlich bestreitet Deiters entschieden die Verbindungen der Ganglienzellen unter sich. Obgleich diese Protoplasmafäden aussenden, so soll doch keine Communication dieser Fäden stattfinden, sondern sie sollen blind in der Bindesubstanz enden.

Mögen nun die Deiters'schen Untersuchungen späterhin bestätigt werden oder nicht, so weisen doch physiologische Thatsachen darauf hin, dass eine Verbindung sensibler Centra miteinander besteht. Die sensiblen Ganglienzellen des Rückenmarks sind ja keineswegs die Endstationen für die Empfindung-leitenden Nervenfasern. Denn aus den Untersuchungen von Deiters haben wir erfahren, dass aus den Protoplasmafäden feine Axencylinder austreten, die offenbar wieder neuen höher gelegenen Centren zustreben. Wenn also zwischen den sensiblen Ganglienzellen der Hinterhörner keine Verbindung besteht, so kann eine solche doch in andern Centren stattfinden.

Diejenige Erscheinung nämlich, welche fast mit Nothwendigkeit auf eine solche Verbindung hinweist, ist die Irradiation.

Bekannt ist es, dass wenn eine Empfindung sich bis zum Schmerz steigert, dieselbe nicht auf die gereizte Stelle beschränkt bleibt. Die

ganze Hand, ja der ganze Arm kann schmerzen, wenn die Ursache des Schmerzes nur in einem Finger liegt. Es kommt sogar vor, dass wir in einem solchen Falle in dem entsprechenden Finger der andern Hand dieselbe wenn auch schwächere Schmerzempfindung haben. Diese Erscheinung kann nur durch eigenthümliche Einrichtungen und Vorgänge in den empfindenden Centralorganen erklärt werden. Sie ausserhalb derselben zu verlegen, fehlt jeglicher Anhaltspunkt.

Am einfachsten dürfte wohl die Annahme erscheinen, dass die Irradiation der Empfindung in die dem gereizten Punkte benachbarten Partien der Haut durch eine Verbindung der empfindenden Elemente in den Centren ermöglicht wird. Wäre eine Verbindung der sensiblen Ganglienzellen des Rückenmarks untereinander constatirt, so würden wir die Ursache der Irradiation auf diese Einrichtung beziehen können. Da dies aber zweifelhaft ist, so nehmen wir an, dass irgendwo in den sensiblen Centren eine solche Verbindung sensibler Elemente besteht. Wenn man sich nun vorstellt, dass in den sensiblen Centren die einzelnen sensiblen Punkte mit den Punkten der Haut durch Nervenfasern entsprechend verbunden sind und dass die centralen Punkte, die wir uns als Ganglienzellen denken wollen, wieder miteinander, jeder mit den benachbarten in Verbindung stehen, so erklärt sich die Irradiation höchst einfach. Kommt eine Erregung in einer Ganglienzelle an, so bleibt sie nicht auf diese allein beschränkt, sondern breitet sich auch auf die umgebenden Ganglienzellen aus, und so kann der Fall eintreten, dass wir eine Empfindung an Körperstellen haben, auf die gar kein Reiz eingewirkt hat, die sich aber in der Nähe einer gereizten Stelle befinden. Auch dass die Irradiation sich auf eine einer gereizten Stelle symmetrische der andern Körperhälfte ausbreiten kann, wird hieraus ersichtlich, da bei dem symmetrischen Bau des Körpers eine Verbindung symmetrisch gelegener Ganglienzellen sehr wahrscheinlich ist.

Nun wird man aber sogleich die Frage aufwerfen; warum nur die starken Eindrücke Irradiation hervorrufen und nicht auch die schwachen und ferner, warum die Irradiation, wenn sie vorhanden ist, sich nicht jedesmal über das ganze sensible Centrum erstreckt, sondern nur einen Theil desselben einnimmt.

Wir werden hierdurch zu einer Annahme geführt, welche wir aus weiteren Gründen sehr wahrscheinlich machen werden, nämlich zu der Annahme, *dass die Erregung in den Ganglienzellen einen Widerstand zu überwinden hat und dadurch einen*

Verlust ihrer Intensität erleidet. Mit Hülfe dieser Annahme habe ich es versucht, das psychophysische Gesetz Fechner's auf eine einfache Proportionalität zurückzuführen *). Während nämlich dies Gesetz aussagt, dass die Stärke der Empfindung dem Logarithmus der Erregung proportional sei, so gelangt man unter der angegebenen Voraussetzung zu dem Schlusse, dass die Stärke der Empfindung der Zahl der im Centrum erregten Elemente direkt proportional sei.

Dieselbe Annahme führt ferner zu einer befriedigenden Erklärung der Irradiations-Erscheinungen, und bekräftigt sich somit durch sich selbst.

Denken wir uns, dass eine Ganglienzelle im empfindenden Centrum von einem durch den Nerven zugeleiteten Reize erregt sei, und dass diese Erregung von dieser Ganglienzelle als Mittelpunkt sich auf die umliegenden Ganglienzellen ausbreite. Nehmen wir nun zugleich an, dass die Erregung beim Durchgang durch jede Ganglienzelle einen Verlust ihrer Intensität durch einen Widerstand erleide, so wird unter diesen Umständen die Ausbreitung der Erregung im Centrum früher oder später eine Grenze finden. Diese Grenze entspricht dann auf der empfindenden Oberfläche dem Umkreise, bis zu dem sich die Irradiation erstreckt. Von selbst leuchtet es nun ein, dass, je stärker der einwirkende Reiz ist, um so weiter die Erregung im Centrum um sich greifen wird. So wächst also das Gebiet der Irradiation mit zunehmender Stärke der Empfindung. Aber auch schwache Empfindungen müssen nach dieser Ansicht eine wenn auch nur geringe Irradiation besitzen. Dieses anzunehmen, steht Nichts im Wege; wir werden in Folgendem sogar darlegen, wie aus einer weiteren Entwicklung der von der Irradiation gegebenen Vorstellung das Vorhandensein der Empfindungskreise sich von selbst ergiebt.

§. 5. Die Irradiation.

Um uns eine deutlichere Vorstellung von der Art und Weise zu machen, wie sich nach unserer oben gemachten Annahme der Empfindungsvorgang im Centralorgane ausbreitet, wollen wir uns einer graphischen Darstellung bedienen.

Es sei Fig. 23 (S. 173) die Linie ab eine Linie auf der empfindenden

---

*) Siehe Reichert- du Bois' Archiv 68, p. 388. Zur Theorie des Fechner'schen Gesetzes der Empfindung.

Oberfläche, welche senkrecht auf der Ebene des Papiers stehend gedacht ist. Alle Punkte dieser Oberfläche, welche um den Durchmesser eines Mosaikfeldchens entfernt sind, seien in Verbindung mit entsprechenden Punkten der Linie *gg*. Letztere stelle eine Linie der centralen Fläche dar, welche als eine Abbildung der empfindenden

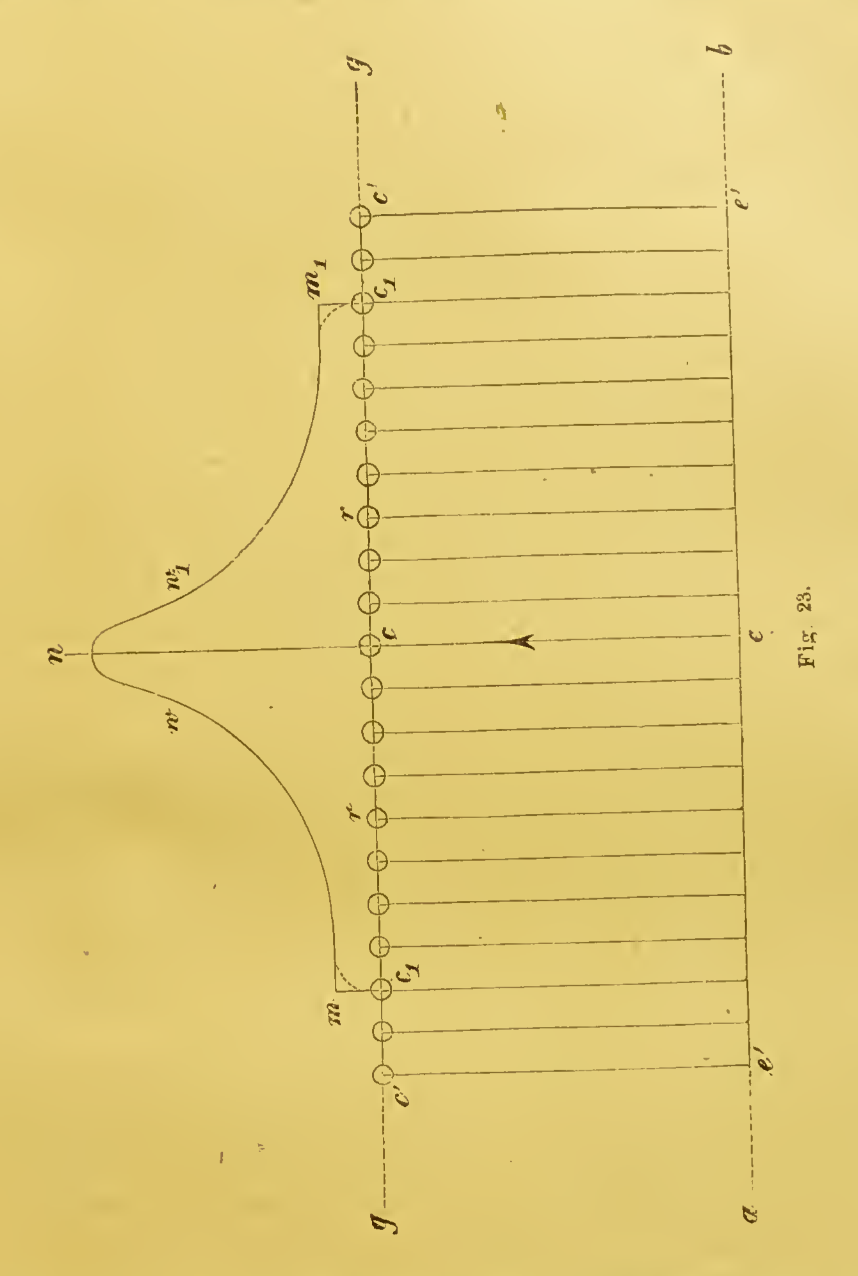


Fig. 23.

Oberfläche angesehen werden kann. Die Verbindungslinien *e c*, *e' c'*...., welche alle parallel gezeichnet sind, bedeuten Nervenfaser, die in die Ganglienzellen *c* auf *g g* einmünden.

Wir wollen nun annehmen, dass von *e* der Ganglienzelle *c* eine Erregung zugeleitet werde. Die Intensität dieser Erregung in der

Zelle c wollen wir uns als Ordinate zur Abcisse $g\,g$ in c gleich $c\,n$ auftragen. Nach unserer Annahme ist nun die Zelle c mit den benachbarten in leitender Verbindung, ausserdem erleidet die Erregung beim Durchtritt durch die Ganglienzelle einen Verlust ihrer Intensität. Es wird demnach die Erregung, während sie sich in der Ganglienreihe $c\,c'$ ausbreitet von Zelle zu Zelle schwächer werden. Diese Ausbreitung geschieht von der Zelle c aus nicht allein in der Richtung $g\,g$, sondern sie schreitet in annähernd concentrischen Kreisen in der centralen Fläche vor. Wir müssen uns daher vorstellen, dass derselbe Vorgang der in der Linie $g\,g$ stattfindet, von c als Mittelpunkt aus nach allen Richtungen in der centralen Fläche ausstrahlt. Dies ist der Vorgang im empfindenden Centrum, den ich als Irradiation bezeichne.

Bei der Ableitung des Fechner'schen Gesetzes habe ich die Annahme gemacht, dass der Verlust an Intensität, den die Erregung in der Ganglienzelle erleidet, der Intensität der Erregung selbst proportional sei. Dies war unter allen Umständen die einfachste Annahme, welche gemacht werden konnte. Ferner betrachtete ich als den Schwellenwerth diejenige Intensität der Erregung, die nicht mehr im Stande ist sich in der centralen Masse weiter fortzupflanzen. Die Erscheinung, dass ein Reiz unter einer gewissen Grösse nicht mehr empfunden wird, den Fechner als Schwellenwerth des Reizes bezeichnet hat, ist eine durch Beobachtung festgestellte Thatsache. Es ist ferner ziemlich gewiss, dass seine Grösse durch den Zustand des centralen Nervensystems bedingt ist, da er durch Uebung sich in negativem Sinne ändern kann, während er beim Eintreten des Schlafes in positivem Sinne wächst.

Betrachten wir nun zunächst wie im Allgemeinen die Erregung $n\,c$ (Fig. 23) bei ihrer Ausbreitung in der Linie $g\,g$ sich ändert, so können wir dies in den Curven $n\,m$ und $n\,m_1$ darstellen, welche erst concav dann convex gegen die Abcisse $g\,g$ herabsinken. Sobald die Erregungen den Werth $m\,c_1$ und $m_1\,c_1$ der gleich dem Schwellenwerth sein soll, erreicht haben, so hat die Fortpflanzung der Erregung daselbst ihre Grenze gefunden.

Wenn man die Figur $c_1\;m\;n\;m_1\,c_1$ um die Axe $n\;c$ dreht, so erhält man einen kegelartigen Raum, der auf einer Kreisbasis mit dem Radius $c\;c_1$ steht.

Diesen Kreis mit dem Radius $c\,c_1$ wollen wir den Irradiations-Kreis nennen. Projiciren wir ihn auf die empfindende Oberfläche

mit Hülfe der verbindenden Nervenfasern, so erhalten wir auf derselben den Raum, welcher das Irradiations-Gebiet einer Empfindung einschliesst. Nur bei sehr starken Reizen werden wir uns der Irradiation bewusst. Meistens ist dann die Erregung so stark, dass sie auf der unregelmässig gestalteten Peripherie des Körpers nicht mehr in Kreisen sich ausbreitet, sondern Sprünge zu machen scheint. So breitet sich der Schmerz von einem Punkte des Fingers zuerst auf den ganzen Finger aus, springt auf die Nebenfinger über, ergreift die Hand und schliesslich den Arm. Geräth auch die Extremität der andern Seite in Mitleidenschaft, so ist die Erregung bis zu den Verbindungsfasern symmetrischer Centra vorgedrungen. Es kann endlich auch der Fall eintreten, dass der Schmerz Reflexkrämpfe hervorruft. Dann ist die Erregung so stark, dass sie bei ihrer Ausbreitung durch die nächstgelegenen sensibeln Centren noch nicht bis auf ihren Schwellenwerth reducirt ist, und sie tritt dann durch Verbindungsfasern in motorische Centra ein, und zwar wie die Erfahrung lehrt zunächst in solche, welche mit den gereizten sensiblen im Rückenmark in gleicher Höhe liegen.

§ 6. Intensität der Empfindung.

Die Irradiation, welche uns bei sehr starken Erregungen in's Bewusstsein tritt, muss nach unserer Vorstellung natürlich auch bei schwächeren Erregungen vorhanden sein. Wir nehmen sie daher bei den schwächeren Eindrücken, die dem Tastsinne dienen und für die durch Druck erzeugten Empfindungen an. Für alle diese Empfindungen lässt sich das psychophysische Gesetz unter den oben gemachten Annahmen über die Ausbreitung der Erregung im Centrum ableiten, wenn wir eine gewisse Voraussetzung über den Maassstab machen, nach dem unser Bewusstsein die Grösse einer Erregung im Centrum beurtheilt. Wir haben uns die Vorstellung gemacht, dass eine von einer Nervenfaser einem Punkte des Centrums zugeleitete Erregung nicht in diesem Punkte selbst bereits vernichtet wird, sondern dass dieselbe, vorausgesetzt, dass sie den Schwellenwerth der Erregung übertrifft, auch auf die umliegenden centralen Elemente soweit ausstrahlt, bis sie durch einen eigenthümlichen Widerstand bis zum Schwellenwerth gesunken ist. In jedem von der Erregung durchsetzten centralen Elemente kommt ein Theil der Empfindung zu Stande, aber erst die Summe aller in den centralen Elementen stattgefundenen Vorgänge macht die Gesammtempfindung aus. Diese Summe wird um so grösser sein, je weiter sich die Erregung im Centrum ausbreitet, je mehr Central-

masse davon ergriffen wird. Es liegt daher nicht fern, sich die Vorstellung zu machen, dass unser Bewusstsein die Intensität einer Empfindung der von der Erregung durchströmten Centralmasse proportional setzt. Diese Vorstellung, an sich nicht unwahrscheinlich, rechtfertigt sich durch das Resultat, zu dem sie führt.

Benennen wir nun in Fig. 23 den Radius $c\ c_1$ des Irradiations-Kreises mit r, und denken wir uns diesen Kreis mit sehr nahe liegenden centralen Elementen ausgefüllt, bezeichnen wir ferner die Intensität der Empfindung, welche zu diesem Irradiations-Kreise gehört, durch γ, so ist nach unserer Voraussetzung:

$$\gamma = \alpha \cdot r^2 \pi \quad \cdot \cdot \cdot \cdot \cdot \quad 1)$$

Die Constante α bedeutet hier, wie man sieht, die Dichtigkeit der Centralmasse, d. h. die Anzahl der centralen Elemente in der Einheit der centralen Fläche.

Diese Fläche haben wir uns in der Figur, der Einfachheit halber, der empfindenden Oberfläche congruent gedacht, was in der Wirklichkeit nicht der Fall ist. Vielmehr ist in den Centren die centrale Fläche nach dem Princip der Raumersparniss verjüngt und auf einen kleinen Raum zusammengefaltet. Vielleicht steht hiermit im Zusammenhange die eigenthümliche Configuration der grauen Substanz des Rückenmarkes, deren vier in die weisse Substanz hinein sich erstreckende Hörner den Zweck haben könnten, auf möglichst kleinem Raume eine möglichst grosse Oberfläche zu gewinnen. Für unsere Betrachtung nun ist dieser eben angedeutete Punkt durchaus nicht von Belang. Denn wir nehmen an, dass jedem Mosaikfeldchen der Peripherie ein empfindendes Element in der centralen Fläche entspricht und daher ist ein jeder Bezirk der Peripherie dem entsprechenden im Centrum proportional. Indem wir diese Bezirke congruent annehmen, erhalten wir Ausdrücke, die nur für die Peripherie gelten, die sich aber von denen für die centrale Fläche nur durch eine unbekannte Constante unterscheiden würden.

§. 7. Ausbreitung der Erregung im Irradiationskreise.

Um zu ermitteln, in welcher Weise die in c eingetretene Erregung nach allen Seiten hin in der centralen Fläche abnimmt, hat man zwei Momente zu erwägen. Die Intensität der Erregung nimmt erstens durch einen Widerstand an Grösse ab. Zweitens muss sie durch ihre Vertheilung auf dem Irradiationskreise mit der Entferung vom Mittelpunkte schwächer werden. Diese letz-

tere Annahme fusst auf der Theorie des Erregungsvorganges im Nerven, welche im vorigen Abschnitt entwickelt worden ist. Denn wir sind daselbst zu dem Resultate gelangt, dass die lebendige Kraft der Reizwelle bei ihrer Fortpflanzung constant bleibt; nehmen wir nun an, dass die centralen Elemente der Erregung keinen Widerstand leisten würden, dass sie sich also ebenso wie in der Faser daselbst ausbreite, so müsste die Summe aller lebendigen Kräfte in jedem Ringe, den die Erregung vom Mittelpunkt aus erreicht, ebenfalls constant sein. In jedem centralen Elemente wird also die lebendige Kraft der Erregung abnehmen, je weiter es vom Mittelpunkte des Irradiationskreises entfernt ist.

Wenn nun ferner die Erregung innerhalb der Nervenfaser Nichts an lebendiger Kraft verliert, so geht daraus hervor, dass dieselbe in ihr keinen Widerstand findet. Anders aber verhalten sich nach unserer Annahme die Centren. Hier tritt die Reizwelle gleichsam in ein anderes Medium ein, welches durch einen Widerstand ihre Intensität schwächt. Wir vindiciren diese Eigenschaft, die lebendige Kraft der Reizwelle zu vernichten, zunächst dem uns bekannten centralen Elemente, der Ganglienzelle, und behaupten, dass eben in dieser Eigenschaft das Wesen der Empfindung enthalten sei. Würde die Erregung die Ganglienzelle passiren, wie sie die Nervenfaser passirt, ohne an Intensität einzubüssen, so würde auch keine Empfindung zu Stande kommen. Erst der der Erregung entgegengesetzte Widerstand ruft die Erscheinung der Empfindung hervor. Daraus wird es denn auch klar werden, dass wir die Grösse einer Empfindung nach der Anzahl der Ganglienzellen abschätzen, deren Zusammenwirken nothwendig war, um die lebendige Kraft einer Erregung zu vernichten.

Somit hätten wir genügend die Art und Weise motivirt, wie wir uns die Ausbreitung der Erregung auf dem Irradiations-Kreise vorstellen. Die Ordinaten der Curve $m\ n\ m_1$, welche die Intensitäten der Erregung auf einem Durchmesser des Irradiationskreises vorstellen, nehmen also nach beiden Seiten hin aus zweierlei Gründen ab. Erstens wirkt die Vertheilung der Erregung auf dem Kreise in der Weise ein, dass wenn sie allein wirksam wäre, die Erregung proportional der Entfernung vom Mittelpunkt abnehmen würde. Ausserdem aber verursacht ein Widerstand eine Verminderung der Erregung, und wir machen die Annahme, dass die Verminderung immer proportional der Intensität der Erregung selbst sei. Aus diesen beiden Momenten muss man sich den Verlauf der Curve $m\,n\,m_1$ entstanden denken.

§ 8. Ableitung des psychophysischen Gesetzes.

Unter den gemachten Voraussetzungen lässt sich nun leicht angeben, welchen Verlauf die Curve der Erregung $n\,m$ annehmen wird und welche Beziehung zwischen dem Radius des Irradiations-Kreises und der Intensität der eintretenden Erregung besteht.

Die bisher supponirten Annahmen führen nämlich zu dem psychophysischen Gesetz, gleichgültig wie man sich die anatomische Lagerung der centralen Elemente denken möge. An oben citirter Stelle habe ich die Ableitung nur für den Fall gegeben, dass die Erregung sich im Centrum auf einer Linie gleichsam durch eine Reihe centraler Elemente bewege. Wenn wir aber an der Bedingung festhalten, dass jedes Element im Centrum mit den benachbarten in leitender Verbindung stehe, so gilt die Ableitung auch für den Fall, dass die

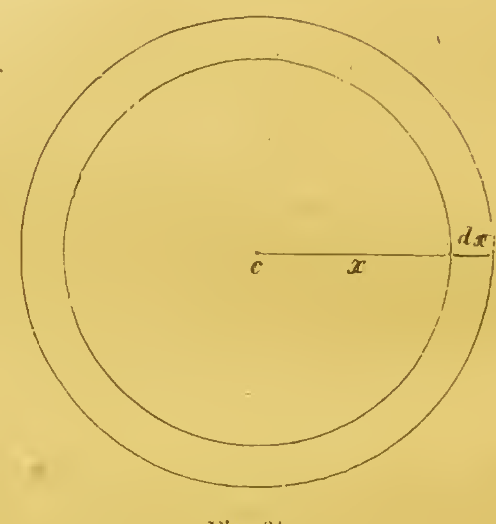


Fig. 24.

Erregung sich in einer Fläche ausbreite. Da wir für das Centrum, welches den Empfindungen der Haut vorsteht, diesen Fall angenommen haben, so wollen wir diese Ableitung hier folgen lassen. Es wird daraus ersichtlich sein, dass wir auch zu demselben Resultate gelangen würden, wenn wir die Ausbreitung der Erregung im Centrum in einer Kugelschale stattfinden liessen.

Wir wollen die variable Intensität der Erregung in jedem Punkte innerhalb des Irradiations-Kreises y nennen und die Entfernung des Punktes vom Mittelpunkt mit x bezeichnen.

Fig. 24 zeigt in c den Mitlelpunkt des Irradiationskreises. In der Entfernung x sei die Intensität der Erregung gleich y, so-

wird ihre Summe aus allen Punkten der Peripherie des Kreises mit dem Radius x gleich $y . 2\pi x$ sein. Es kommt nun darauf an zu wissen, wie gross der Verlust der Intensität innerhalb eines Ringes von der Breite dx ist. Dieser Verlust ist zu bezeichnen mit $2\pi x . dy$ und er wird nach unserer Annahme sowohl der Intensität der Erregung selbst als auch der Masse der centralen Elemente proportional sein, welche von der Erregung durchströmt wird. Die letzte Grösse ist, wenn die Dichtigkeit wie früher gleich α gesetzt wird, für das ringförmige Stück gleich $\alpha . 2\pi x . dx$ zu setzen.

Wir haben daher die Gleichung:

$$2\pi x \cdot dy = -k \cdot y \cdot 2\pi x \cdot \alpha \cdot 2\pi x \cdot dx \cdot$$

$$\text{oder: } \frac{dy}{y} = -k \cdot \alpha \cdot 2\pi x \, dx \cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad 2)$$

Die Constante k bedeutet hier offenbar den specifischen Widerstand, den die centralen Elemente der Erregung entgegensetzen. Sie ist gleich dem Verlust an Intensität, den die Einheit der Erregung in der Einheit der Fläche erleidet. Um diese Gleichung nun zu integriren, müssen wir für die veränderlichen Grössen die entsprechenden Grenzen einführen. Setzen wir den Anfangswerth der Erregung (Fig. 23) $c\,n = \beta$ und den Endwerth $c_1\,m$, der den Schwellenwerth vorstellt, gleich b, so ist für $y = \beta$, $x = o$ und für $y = b$ ist $x = r$, womit wir den Radius des Irradiations bezeichnet haben. Also haben wir die Gleichung:

$$\int_b^\beta \frac{dy}{y} = -k \cdot \alpha \cdot 2\pi \int_r^0 x\,dx,$$

aus der sich ergiebt:

$$\log.\text{ nat } \frac{\beta}{b} = k \cdot \alpha r^2 \pi.$$

Nun ist nach Formel 1) die Empfindung $\gamma = \alpha . r^2\pi$; also erhalten wir:

$$\gamma = \frac{1}{k} \log.\text{ nat. } \frac{\beta}{b} \cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad (3)$$

Diese Formel 3) drückt das psychophysische Gesetz aus, welches heisst: „Die Grösse der Empfindung ist proportional dem Logarithmus der durch den Schwellenwerth dividirten Erregung."

In der von F e c h n e r gegebenen Formel befindet sich auf der rechten Seite der Gleichung eine Constante, deren Bedeutung nicht

näher erörtert ist. Unsere Formel 3) unterscheidet sich von der Fechner'schen durch die bestimmte Form dieser Constanten. Sie bedeutet nämlich, wie in dem Vorhergehenden erörtert wurde, den specifischen Widerstand der centralen Elemente, die von der Erregung durchströmt werden. Wir ersehen also aus der Formel, dass γ wächst, wenn die Constante k abnimmt, und in der That hat dieses Verhältniss in der Wirklichkeit seine Bedeutung.

Es liegt nämlich in dem Werthe γ offenbar ein Factor, den wir nach der Erfahrung mit dem Ausdruck „Empfindlichkeit" bezeichnen. Es ist eine bekannte Thatsache, dass zwei Individuen auf ein und denselben Reiz dem Grade nach sehr verschieden reagiren können. Während der Eine den Reiz kaum beachtet, empfindet ihn der Andere schon als Schmerz und verursacht Erregungen im Sensorium, die bei dem Ersten nur durch weit stärkere Reize erzeugt werden. Ja, es kann krankhafter Weise die Empfindlichkeit so gesteigert sein, dass das Grosshirn und die motorischen Centren in starke Affection gerathen.

Diese Erscheinungen erklären sich durch die Unterschiede des specifischen Widerstandes k der centralen Elemente. Ist dieser Werth gross, so wird die Erregung im Centrum früher den Schwellenwerth erreichen und sie wird sich weniger weit ausbreiten. Dies wird bei gesunden kräftigen Individuen, die durch ihre Beschäftigung in keiner Sphäre der Empfindung sensibel gemacht sind, am Meisten der Fall sein. Umgekehrt kann der Werth k durch Erziehung, Beschäftigung und Uebung verringert werden, so dass die Empfindlichkeit einen in normalen Grenzen bleibenden Werth erhält. Darüber hinaus aber ist die Verminderung des specifischen Widerstandes schon das Zeichen eines geschwächten oder krankhaften Zustandes der Nervencentren, indem die Erregung nicht genügend gehemmt, durch die nächst gelegenen centralen Elemente zu andern Centren hin gelangt, in denen sie Störungen verursacht. So entstehen Ohnmachten und Krämpfe bei krankhaft afficirtem Nervensystem durch einwirkende Reize, die beim Gesunden kaum als Schmerz empfunden werden.

Ich stehe nicht an, nach diesem Princip auch die Wirkung des Strychnins zu erklären, wie ich bereits an einem anderen Orte angedeutet habe. Das Strychnin erhöht die Reflexerregbarkeit, d. h. es treten schon bei schwachen Reizen starke Reactionen der motorischen Centra ein, die bei vollkommener Vergiftung allge-

meinen Tetanus erzeugen. Nach unserer Vorstellung bewirkt nun das Strychnin weiter Nichts als eine Herabsetzung des specifischen Widerstandes in den Centren. In Folge dessen gelangt die Erregung nur wenig geschwächt zu den motorischen Centren, in denen sie auf dem Wege der Auslösung neue Erregungen freimacht. Wie man sich diese durch das Strychnin bewirkte Veränderung vorzustellen habe, bleibt hiermit noch völlig unentschieden. Vielleicht könnte man sich denken, dass das Strychnin gewisse Apparate in den Centren lähmt, die die Funktion des Widerstandes ausüben.

§. 9. Die Lokalisation der Empfindung.

Bisher haben wir uns nur mit der Intensität einer Empfindung im Allgemeinen beschäftigt, die durch einen einzigen, auf einen Punkt der empfindenden Oberfläche ausgeübten Reiz hervorgerufen wird. Ausser dem Urtheil über die Intensität einer Empfindung besitzen wir aber noch das Vermögen, dieselbe zu lokalisiren. Unser Bewusstsein kennt durch die Erfahrung, welche Uebung und Gewohnheit ihm gegeben haben, diejenigen Punkte der empfindenden Oberfläche, welche den erregten Elementen des Centrums entsprechen, es giebt ihnen dasselbe Lokalzeichen und weiss daher, von wo eine jede anlangende Erregung auf der Peripherie des Körpers ihren Ausgang genommen hat. Das Wesen dieses Vorganges, welcher eine Funktion höherer Ordnung unseres Sensoriums ist, wollen wir hier nicht weiter in das Bereich unserer Betrachtungen ziehen, wir wollen nur untersuchen, unter welchen Bedingungen er zu Stande kommt.

Aus Versuchen wissen wir, dass das Vermögen der Lokalisation kein absolutes ist, dass es für verschiedene Stellen der Körperoberfläche nicht gleich ist und dass es für manche Stellen erstaunlich klein ist.

Wenn wir uns zur Erklärung dieser Eigenthümlichkeiten nach einem Anhaltspunkt umsehen, so bietet sich uns ein solcher in der von uns entwickelten Ausbreitung der Erregung im empfindenden Centrum. Wir haben für die Abnahme der Erregung vom Mittelpunkte des Irradiations-Kreises eine Gleichung gefunden, welche durch die Curve $m n m_1$ (Fig. 23) dargestellt ist, und aus der Betrachtung dieser Curve werden wir einige Schlüsse in der vorliegenden Frage ziehen können.

Die von uns entwickelte Differentialgleichung dieser Curve hatte die Form:

$$\frac{dy}{y} = - k \cdot \alpha \cdot 2\pi \cdot x \cdot dx.$$

Setzen wir der Kürze halber $k \cdot \alpha \cdot 2\pi = K$, so haben wir für die Gleichung der Curve mnm_1 die Formel:

$$y = e^{-\frac{K}{2} \cdot x^2}$$

Aus dem ersten und zweiten Differentialquotienten dieser Gleichung ergiebt sich, dass die Curve für $x = o$ ein Maximum besitzt, wie es die Fig. 23 im Punkte n zeigt. Ferner ergiebt sich, dass die Curve einen Wendepunkt w, w_1 besitzt und zwar für den Werth $x = \pm \sqrt{\frac{1}{K}}$. Für den Werth $x = \pm \infty$ würde sich die Curve der Abcisse asymptotisch anschliessen; in Wirklichkeit erreicht sie diesen Punkt nicht, sondern schliesst mit dem Werthe für y gleich der Schwelle ab.

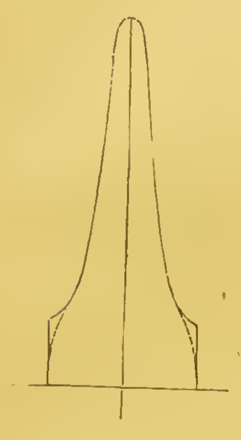


Fig. 25.

Man sieht ein, dass die allgemeine Form der Curve für alle Stellen der empfindenden Oberfläche ein und dieselbe sein wird. Wir haben aber Grund anzunehmen, dass sie nicht für alle Stellen congruent sein wird. Die Steilheit, mit der die Curve von ihrem Anfangspunkte nach beiden Seiten hin abfällt, ist, wie man sieht, wesentlich bedingt von dem Werth der Grösse K, welche aus dem specifischen Widerstande k und der Dichtigkeit der centralen Elemente α zusammengesetzt ist. Wenn wir auch über den Werth k für verschiedene Körperstellen Nichts aussagen können, so müssen wir doch annehmen, dass der Werth α bedeutend variirt. Je kleiner nun K ist, desto weiter wird nicht allein der Schwellenwerth b, sondern werden auch die beiden symmetrischen Wendepunkte vom Anfangspunkte entfernt sein, da ihre Lage von der Grösse $\pm \sqrt{\frac{1}{K}}$ abhängt. Nehmen wir als Beispiel die Haut der Fingerspitze und des Rückens an, so würde sich die Curve für erstere zu der der zweiten vielleicht verhalten wie Fig. 25 zu Fig. 26. (S. 183.)

Ausserdem erkennt man, dass für ein und dieselbe Hautstelle also für ein gleichbleibendes K die Entfernung der Wendepunkte vom Nullpunkte sich nicht ändern kann, da diese nicht von y, sondern

nur von K abhängt. Wenn also für dieselbe Hautstelle der Reiz wächst, der Anfangswerth von y steigt, so bleiben die Wendepunkte doch an ihrer Stelle; die Curve wird natürlich bedeutend steiler.

Schon die einfache Betrachtung dieser Curve, welche wir Empfindungscurve nennen wollen, lässt einleuchten, dass für verschiedene Hautstellen, in denen der Werth K ungleich ist, das Vermögen der Lokalisation verschieden sein wird. Denn lassen wir die Curve um ihre y-Achse rotiren, so erhalten wir den Irradiationskreis, der z. B. für die Curve 26 bedeutend grösser ist als für die Curve 25. Es ist daher schon an sich klar, dass es leichter sein wird, für die Curve 25 den Reiz zu lokalisiren als für die Curve 26. Je grösser der Werth von K, je steiler die Curve abfällt, je kleiner in Folge

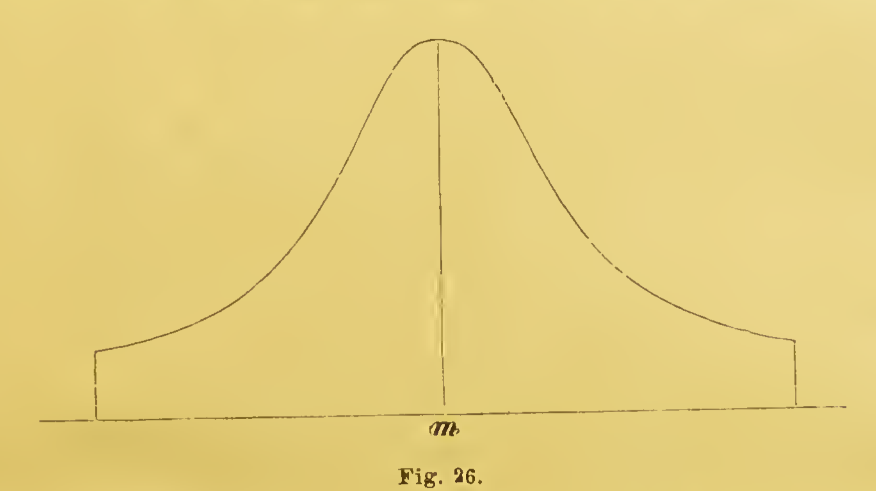


Fig. 26.

dessen der Irradiationskreis ist, desto stärker wird das Vermögen der Lokalisation für eine gereizte Hautstelle sein.

Aus dem bisher Gesagten lässt sich nun noch nicht entnehmen, auf welche Weise innerhalb eines Irradiations-Kreises die Lokalisation einer gereizten Stelle zu Stande kommt. Wir haben es begreiflich zu machen gesucht, wie unser Sensorium nach gewissen Kennzeichen die Intensität einer Empfindung schätzt. Die Eigenschaft aber, eine Empfindung zu lokalisiren, ist wieder ein Erkenntnissvermögen anderer Art, und wir müssen uns nach einem anderen Kennzeichen umsehen, welches diesem entspricht.

Das Einfachste wäre anzunehmen, dass wir die ganze Fläche des Irradiations-Kreises für die gereizte Stelle halten, ohne einen besonderen Punkt in ihm auszuwählen. Wollten wir aber das letztere thun, so bieten sich uns aus der Empfindungscurve zwei Punkte dar,

erstens der Mittelpunkt des Irradiationskreises, in welchem das Maximum der Curve liegt und zweitens die Wendepunkte der Curve. Irgend welche andern Punkte aus dieser Curve auszuwählen, liegt kein genügender Grund vor, wenn wir der mathematischen Auffassung folgen.

Was nun das Maximum anbetrifft, so müssen wir wohl bedenken, dass es sich hier nicht um die Bestimmung eines absoluten Punktes handeln kann. Denn in Wirklichkeit wird ja die Curve selbst keine continuirliche sein, weil die centralen Elemente in der centralen Fläche einander nicht unendlich nahe, sondern nur sehr nahe sind. Wir können uns daher wohl vorstellen, dass wir den Ort der Reizung in die Richtung zum Maximum hin beziehen. Die Bestimmung dieses Punktes aber wird um so ungenauer sein, je flacher die Curve, um so genauer, je steiler sie abfällt, so dass das Vermögen der Lokalisation der Grösse des Irradiationskreises entsprechend ist.

Betrachten wir nun noch die Wendepunkte der Curve, so können wir ihnen nicht eine solche Bedeutung beilegen, wie dem Maximum, aber man könnte sie allenfalls betrachten als die Grenzen, bis zu welchen wir vom Maximum aus den Ort der Reizung beim Acte der Lokalisation ausdehnen. Stellen wir uns den Kreis vor, welchen bei der Rotation der Curve um die y-Achse die Wendepunkte beschreiben, so würde nach dem eben Gesagten dieser Kreis als gereizte Stelle erscheinen. Er würde gross sein bei flacher, klein bei steiler Empfindungscurve.

§. 10. Verhalten zweier benachbarter Irradiations-Kreise zu einander.

Die eben erwähnten Möglichkeiten lassen *a* priori keine Entscheidung zu. Wir müssen vielmehr, um weiter zu kommen, auf den Ausgangspunkt dieser Auseinandersetzung zurückgreifen, auf die von Ernst Heinrich Weber zuerst angestellten Versuche über den Tastsinn der Haut. — Doch vorher möchte ich erst einen Punkt berühren, den wir bisher nicht berücksichtigt haben. Es ist bekannt, dass man der empfindenden Körperoberfläche Sinneswahrnehmungen unterscheidbarer Natur zuschreiben muss. Wir können einen Tastsinn, einen Drucksinn, einen Temperatursinn der Haut statuiren. Man ist nun in neuerer Zeit geneigt, für diese Sinne auch verschiedene Nervenfasern mit eigenen Endorganen anzunehmen, und ihnen besondere Centra anzuweisen, und es frägt sich daher, wie weit

wir die von uns gemachten Annahmen für diese Centra in Anspruch nehmen.

Hauptsächlich interessirt uns Tast- und Drucksinn der Haut, da der erstere die Lokalisation der Empfindung in sich schliesst, und der letztere zuerst durch die Versuche von Weber zu dem Fechner'schen Gesetze geführt hat. Wenn man nur diese beiden Sinneseigenschaften der Haut in's Auge fasst, so erscheint es nicht nothwendig, für beide verschiedene Nervenfasern und verschiedene Endorgane in der Haut anzunehmen. Denn man wird zugeben, dass mit jeder Tastempfindung eine Druckempfindung verbunden ist, ja dass die Tastempfindung an sich eigentlich Nichts anders ist, als eine möglichst schwache Drückempfindung. Wir können daher für beide Empfindungen nicht allein dieselben Nervenfasern, sondern auch dieselben Centra annehmen.

Von diesen Sinnesempfindungen der Haut hat man nun die Schmerzempfindung vollständig zu trennen. Schmerz tritt nur dann ein, wenn irgend ein Reiz in sehr bedeutender Stärke auf die Haut einwirkt. Da ist es sehr wohl möglich, dass ausser den Sinnesnerven der Haut noch andere tieferliegende Nervenfasern erregt werden, welche zu anderen Centren führen. Ich erinnere hier an die Versuche von Schiff, welcher behauptet, dass die Tastempfindung nur durch die hinteren Stränge des Rückenmarkes, die Schmerzempfindung dagegen durch die graue Substanz geleitet wird. In den hinteren Strängen, die aus isolirten Fasern bestehen, würde die Leitung eine isolirte bleiben und ihr Endziel müsste in einem höher gelegenen Nervencentrum zu suchen sein. In der grauen Substanz dagegen kann nach unseren jetzigen Anschauungen die Leitung nur unvollkommen isolirt sein, und vielleicht erreicht auch die Schmerzempfindung in ihr schon das ihr wesentlich zukommende Centrum. Auf diese Weise würde sich auch erklären, woher die Tastempfindung sehr gut, die Schmerzempfindung bei Weitem schlechter lokalisirt wird.

Kehren wir nun zu der Betrachtung der Weber'schen Versuche zurück, so haben wir es hier zunächst nur mit der Tast- und Druckempfindung der Haut zu thun. Wir nehmen an, dass in diesen Versuchen immer dieselbe Art von Nervenfasern in der Haut erregt wird, und dass diese Erregung immer zu demselben Centrum geleitet wird. Dieses Centrum besitzt, sei es in sich selbst, sei es erst durch Verbindung mit einem höher organisirten Centrum, zwei sehr

wichtige sensorielle Eigenschaften, die sich in ihm durch die Erfahrung ausbilden. Erstens die Eigenschaft, die Stärke der Empfindung zu schätzen, und zweitens die Eigenschaft, den Ort der Empfindung zu lokalisiren. Beide Eigenschaften müssen bedingt sein durch die Organisation ein und desselben empfindenden Centrums, die Thätigkeit des Sensoriums aber, welches hierbei wirksam ist, müssen wir als eine zwiefache durchaus aus zwei getrennten Theilen bestehende ansehen.

Dem Nerven-Centrum, welches den Tast- und Druckempfindungen dient, vindieiren wir nun alle jene Einrichtungen, welche wir im Vorhergehenden den empfindenden Centren im Allgemeinen zugeschrieben haben. Wir denken uns die centralen Elemente so angeordnet, dass sie eine Abbildung der empfindenden Oberfläche darstellen und so miteinander verbunden, dass die Erregung sich in ihnen unter dem Einfluss eines Widerstandes ausbreitet. Unter diesen Annahmen haben wir das Gesetz für das Verhältniss zwischen Reiz- und Empfindungsgrösse abgeleitet, und es bleibt uns nun übrig, auch die Erscheinungen der Lokalisation vom Standpunkte unserer Theorie aus zu erklären.

Die Weber'schen Versuche haben gezeigt, dass an keiner Stelle unserer Haut die Eigenschaft, den Ort der Reizung zu lokalisiren eine absolute ist. Wenn wir die zwei Spitzen eines Zirkels auf eine Stelle der Haut aufsetzen, so empfinden wir bei einer gewissen Entfernung der Spitzen von einander zwei örtlich getrennte Reize. Verkleinert man aber diese Entfernung allmählig, so tritt sehr bald die Grenze ein, bei welcher die zwei Empfindungen in eine einzige verschmelzen. Diese Entfernung der Spitzen ist für verschiedene Körperstellen ausserordentlich verschieden. An den Fingerspitzen, wo wir ein sehr feines Lokalisationsvermögen haben, beträgt sie 1—2 mm., in der Mitte der vordern Seite des Vorderarms ungefähr 20 mm. und auf dem Rücken zwischen Schulterblatt und Wirbelsäule, von oben nach unten geprüft, ungefähr 40 mm.

Wir haben bisher nach unserer Theorie entwickelt, in welcher Weise sich in der aus centralen Elementen gebildeten Fläche eine Erregung ausbreitet und diese Ausbreitung durch eine Curve $m\,n\,m_1$ (Fig. 23) dargestellt, deren Gleichung lautet:

$$y = e^{-\frac{K}{2} \cdot x^2}.$$

Jetzt kommt es darauf an, zu zeigen, in welcher Weise sich zwei Erregungen im Centrum ausbreiten, welche von zwei einander nahe gelegenen Punkten der empfindenden Oberfläche herkommen. Diese werden, wie Fig. 27 es darstellt, in zwei entsprechend nahe Punkte c und c' der centralen Fläche eintreten. Nehmen wir beide Erregungen als gleich stark an, so werden die beiden nun entstehenden Empfindungscurven, deren Maxima in n und n' liegen, die in Figur 27 gezeichnete Lage zu einander haben. Man sieht, dass sie zum Theil übereinander fallen, so lange sie einander so nahe sind, dass sie in ihrem Schnittpunkte S eine Ordinate $0S$ haben, welche grösser ist als

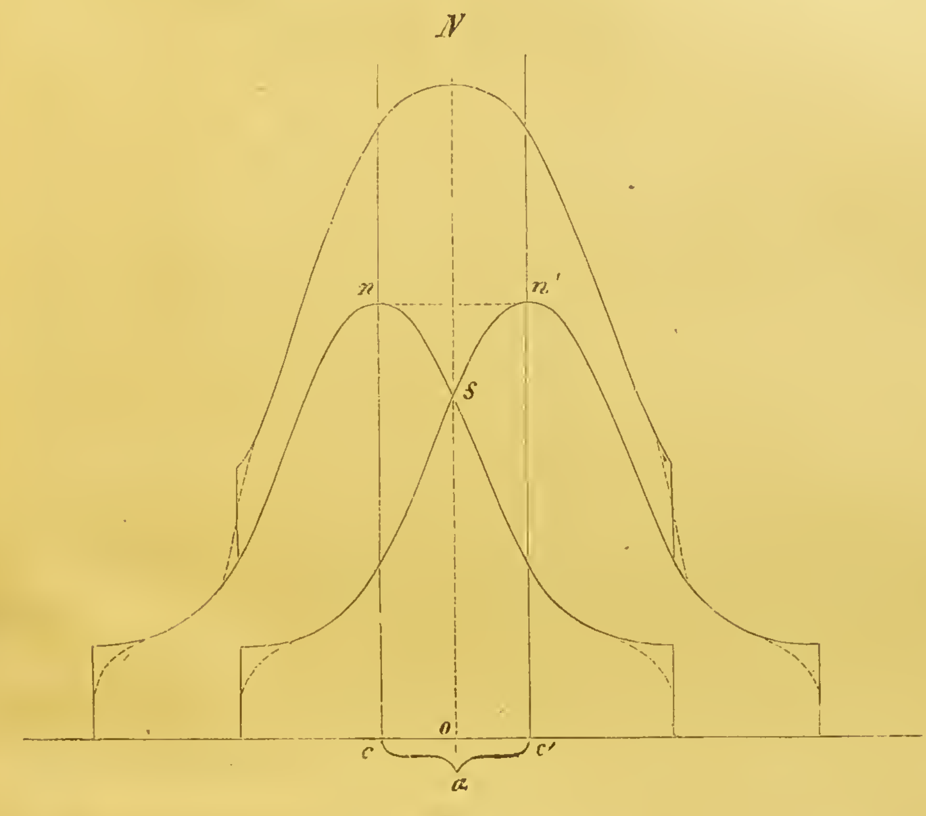


Fig. 27.

der Schwellenwerth. Um nun die Grösse der Erregung in einem bestimmten Punkte der centralen Fläche zu kennen, wird es nöthig sein, die Ordinaten beider Curven, welche diesem Punkte entsprechen, zu addiren. Wir haben also nur eine dritte Curve zu construiren, welche auf die angegebene Weise aus der Summe der einzelnen Curven besteht und welche wir die summirte Curve nennen wollen.

Sie besitzt in Fig. 27 die Form der Curve N. Um die Gestalt dieser Curve unter allen Umständen genau zu kennen, handelt es sich

darum, einen analytischen Ausdruck für dieselbe zu finden. Zu diesem Zwecke verlegen wir den Nullpunkt des Coordinatensystems in die Mitte von $c\ c'$ nach o und setzen die Entfernung $c\,c' = a$. Diese Grösse a bedeutet also die Entfernung der gereizten Punkte auf der Haut und ist dieser entweder gleich oder proportional gedacht.

Gehen wir nun von der Gleichung der einfachen Curve: $y = e^{-\frac{K}{2} \cdot x^2}$ aus, so haben wir in dieser Gleichung die Werthe von x nur um $\frac{a}{2}$ in der x Achse zu verschieben, das eine Mal nach positiver, das andre Mal nach negativer Richtung.

Bezeichnen wir ferner die Ordinate der summirten Curve mit Y und die entsprechende Abcisse mit x, so erhalten wir für diese Curve die Gleichung:

$$Y = e^{-\frac{K}{2}\left(\frac{a}{2}+X\right)^2} + e^{-\frac{K}{2}\left(\frac{a}{2}-X\right)^2}.$$

Aus der Betrachtung des ersten Differentialquotienten dieser Gleichung ergiebt sich, dass die Curve für den Werth von $X = 0$ ein Maximum oder Minimum besitzt. In der Figur erscheint die Curve mit einem Maximum N in der Mitte, wo X den Werth Null hat. Der zweite Differentialquotient der Gleichung zeigt uns, dass dieses Maximum in der Mitte vorhanden ist, wenn $\frac{a}{2}$ kleiner ist als $\sqrt{\frac{1}{K}}$. Sobald aber die Bedingung eintritt:

$$\frac{a}{2} > \sqrt{\frac{1}{K}},$$

so entsteht in der Mitte der summirten Curve in N ein Minimum. In dem Moment also wo $\frac{a}{2} = \sqrt{\frac{1}{K}}$ wird, verwandelt sich das Maximum in ein Minimum. Dieser Moment ist ein durch die Gestalt der einfachen Curven n und n' vollständig gegebener, denn nach der Gleichung der einfachen Curve hat diese ihren Wendepunkt bei dem Werthe $x = \sqrt{\frac{1}{K}}$.

Um sich nun eine klare Vorstellung von dem Aussehen und den Veränderungen der summirten Curve zu machen, braucht man nur die beiden Figuren 27 und 28 zu betrachten und mit einander zu vergleichen. Man denke sich zunächst, dass die beiden einfachen

Curven n und n' übereinander liegen, so wird man eine summirte Curve von doppelter Ordinatenhöhe erhalten. Rücken nun die Punkte c und c' in der Richtung der X-Achse auseinander, so trennen sich auch n und n' und es entsteht ein Durchschnittspunkt der Curven in S. Zunächst behält nun die summirte Curve ein Maximum in ihrer Mitte und fällt nach beiden Seiten zur Abcisse ab. Diese Gestalt der summirten Curve bleibt so lange dieselbe, als der Durchschnittspunkt vor dem Wendepunkt der Curven n n' liegt. Fig. 27 zeigt gerade den Moment, in welchem die Durchschneidung im Wendepunkt geschieht. Rückt man aber die Curven n n' noch weiter auseinander, so zerfällt das Maximum in N in zwei Maxima, die im ersten Moment der Entstehung einander unendlich nahe sind und ein unendlich kleines Minimum einschliessen.

Entfernen sich die Curven n n' noch weiter von einander, so rücken auch die neuentstandenen Maxima weiter auseinander, während das zwischen liegende Minimum tiefer nach der Abcisse herabsinkt. Fig. 28 zeigt uns deutlich für diesen Fall die Gestalt der summirten Curve mit ihrem Minimum N in der Mitte und mit den beiden Maximis N_1 und N_2. Man erkennt sehr leicht wie mit dem Wachsen von a die Maxima N_1 und N_2 zuerst schneller, dann immer langsamer auseinander gehen, und man sieht ein, dass wenn die Curven ins Unendliche verlängert würden, diese Maxima niemals im Endlichen die Ordinate von c und c' erreichen würden. In der Wirklichkeit sind aber die Curven n und n' durch die Ordinate des Schwellenwerthes begrenzt und sobald der Durchschnittspunkt am Schwellenwerthe angelangt ist, hört die Summirung der Curven auf und es bleiben die ursprünglichen Curven n und n' isolirt übrig.

Wir haben der eben angestellten Betrachtung die Anschauung zu Grunde gelegt, dass zwei Erregungen, welche in ein centrales Element eintreten, auch wenn sie aus entgegengesetzter Richtung herkommen, sich in diesem Elemente zu einander addiren. Diese Anschauung erscheint so natürlich, dass man wohl kaum dagegen einen Einwand erheben möchte. Für die Druckempfindung der Haut können wir einen fast direkten Beweis für unsere Anschauung beibringen. Man denke sich auf eine Hautstelle zwei Zirkelspitzen aufgesetzt und beide zusammen durch ein gemeinsames Gewicht p belastet. Diese Zirkelspitzen mögen nun einander so nahe gebracht sein, dass wir nur einen einzigen gereizten Punkt empfinden. Es lastet

dann auf jeder Zirkelspitze die Last $\frac{p}{2}$. Die Druckempfindung aber die wir wahrnehmen, wird dem ganzen Gewicht p entsprechen, sie wird eben so gross sein, wie wenn wir das Gewicht nur auf einer Zirkelspitze ruhen lassen. Daraus geht offenbar hervor, dass in dem Falle, wo zwei einander nahe Reize in einen verschmelzen, eine Summation der Erregung stattfindet.

§. 11. Entstehung der Empfindungskreise.

Das Resultat der W e b e r'schen Versuche, welches ergeben hat, dass es für jede Hautstelle eine Entfernung zweier gereizter Punkte giebt, in der beide als ein Punkt empfunden werden, lässt nun nach dem bisher Entwickelten seinen Zusammenhang mit der aufgestellten Theorie leicht erkennen. In der Figur 27 sieht man, dass wenn c und c' die Punkte der centralen Fläche sind, in welche die beiden Erregungen eintreten, die beiden Curven n und n' sich zu einer summirten Curve N addiren, deren Maximum in o in der Mitte zwischen c und c' liegt. Diese Curve N ist es also, welche in einem solchen Falle den Vorgang der Erregung im empfindenden Centrum darstellt, und von der unser Urtheil über den Ort und die Entstehung des Reizes auf der Hautoberfläche abhängt. Da wir uns nun in diesem Urtheil nur durch die Erfahrung leiten lassen und da die Erfahrung uns sagt, dass eine Curve von dieser Form mit einem einzigen Maximum in der Mitte, von welchem aus sie nach beiden Seiten symmetrisch zur Abcisse herabsteigt, nur durch einen einzigen Reiz hervorgerufen wird, so werden wir auch hier dieser Erfahrungsregel folgen. Wir werden den Ort der Reizung in das Maximum der summirten Curve verlegen und daher glauben, dass die Hautoberfläche nur von einem einzigen Reize getroffen sei, der in der Mitte der beiden wirklichen Reize sich befindet.

Es wird also nun mit einem Blicke klar, woher es kommt, dass wir zwei in gewisser Nähe auf die Haut einwirkenden Reize nicht mehr zu zerlegen vermögen und es wird auch klar, unter welchen Bedingungen wir im Stande sein werden, sie von einander zu trennen. Wir können diese Bedingungen folgendermaassen formuliren: „W e n n z w e i a u f d i e e m p f i n d e n d e O b e r f l ä c h e a u s g e ü b t e R e i z e e i n a n d e r s o n a h e s i n d, d a s s d i e b e i d e n i n d e r c e n t r a l e n F l ä c h e e n t s t e h e n d e n E m p f i n d u n g s c u r v e n s i c h z u e i n e r C u r v e m i t e i n e m M a x i m u m i n d e r M i t t e a d d i r e n,

so werden beide Empfindungen in eine einzige verschmelzen." Erst dann, wenn die gereizten Punkte eine solche Entfernung von einander haben, dass die entstehende summirte Empfindungscurve zwei Maxima besitzt, ist die Möglichkeit gegeben, die beiden Reize in unserm Urtheil von einander zu trennen.

Figur 28 stellt denjenigen Fall vor, in welchem die Entfernung a der beiden Reize eine solche Grösse erreicht hat, dass die summirte Curve zwei Maxima N_1 und N_2 zeigt. Unser Urtheil über den Ort der Reizung wird sich natürlich nur nach der Erfahrung richten, welche wir bei Einwirkung einfacher Reize gemacht haben, und da

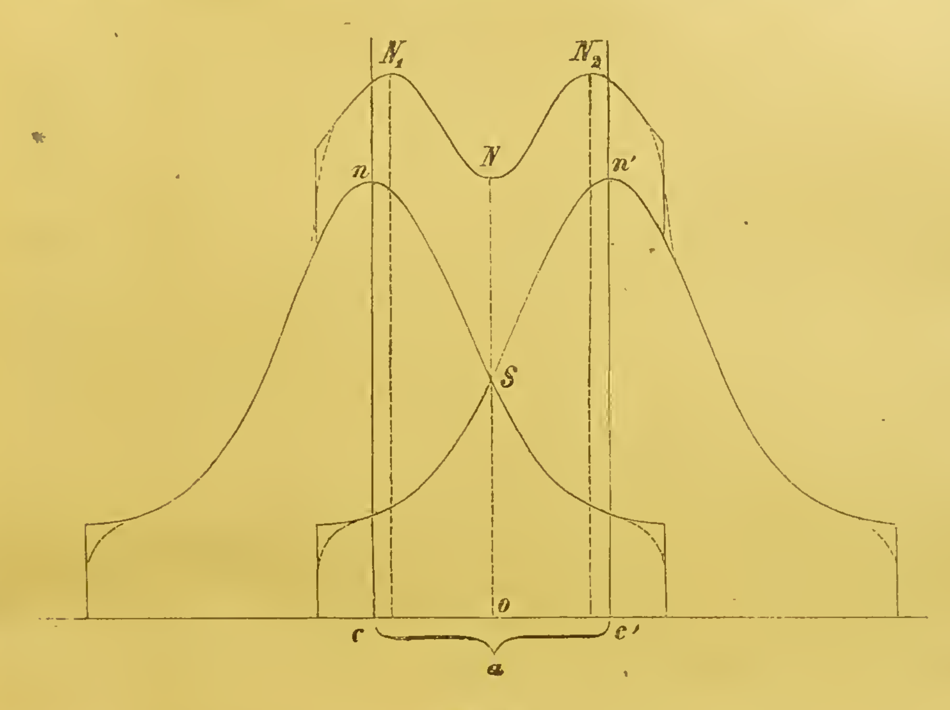


Fig. 28.

die summirte Curve der Erregung in zwei Theile zerfällt, von denen jeder ein Maximum besitzt, so werden wir in unserer Vorstellung jedes Maximum mit der Empfindung eines Reizes verbinden und daher im Stande sein, die beiden Reize gesondert wahrzunehmen.

Die Bedingung, unter welcher die summirte Curve ein oder zwei Maxima zeigt, haben wir bereits entwickelt. Nach der dort (p. 188) aufgestellten Formel werden hiernach zwei Reize nur eine Empfindung erzeugen, so lange ihre halbe Entfernung $\frac{a}{2}$ kleiner ist als $\sqrt{\frac{1}{K}}$. Die Grösse K ist wie wir wissen gleich $2\pi \cdot \alpha \cdot k$, also pro-

portional dem specifischen Widerstand k der centralen Elemente und der Dichtigkeit α derselben. Ist $\frac{a}{2} = \sqrt{\frac{1}{K}}$, so hat die Entfernung der gereizten Punkte diejenige Grösse erreicht, von der an die Trennung der beiden Reize eben möglich ist. Ist endlich $\frac{a}{2} > \sqrt{\frac{1}{K}}$, so können beide Reize gesondert wahrgenommen werden.

Man sieht nun, wie einfach die Beziehung zwischen dem Werthe von K und der Entfernung a ist, und dass wir nun im Stande sind, durch den Versuch einen annähernden Werth von K empirisch für jede Hautstelle festzustellen. Denn wenn wir den Weber'schen Versuch anstellen, in welchem wir für eine Hautstelle diejenige Entfernung suchen, in der zwei Reize in einen verschmelzen, so haben sich die beiden Maxima einander sehr genähert, und der Werth von $\frac{a}{2}$ strebt dem Werthe von $\sqrt{\frac{1}{K}}$ zu. In der Wirklichkeit wird allerdings dieser Werth nicht vollständig erreicht sein, denn die Verschmelzung der beiden Reize wird in der Vorstellung schon beginnen, wenn die beiden Maxima einander sehr nahe sind. Wir finden auch in dem Versuch, dass die Entfernung a, bei der die Verschmelzung der beiden Reize stattfindet, keine ganz präcise ist, sondern dass sie innerhalb gewisser Grenzen liegt, zwischen denen unser Urtheil schwankt. Aber einen annähernden Werth werden wir doch aus der Gleichung $\frac{a}{2} = \sqrt{\frac{1}{K}}$ erhalten können und da in diesem Falle $\frac{a}{2}$ gleich dem Radius eines Empfindungskreises ist, den wir ϱ nennen wollen, so haben wir die Gleichung $K = \frac{1}{\varrho^2}$.

Wir haben oben die Bezeichnung „Empfindungskreis" für denjenigen Kreis auf der Haut eingeführt, dessen Durchmesser eben diejenige Entfernung a darstellt, in welcher zwei Reize eben in eine Empfindung übergehen. Wenn wir also in Fig. 27, wo die beiden Curven n und n' sich gerade in ihren Wendepunkten schneiden, also $\frac{a}{2} = \sqrt{\frac{1}{K}}$ ist, über $c\ c' = a$ als Durchmesser einen Kreis auf der empfindenden Oberfläche errichten, so erhalten wir den diesem Falle entsprechenden Empfindungskreis. Da $\frac{a}{2} = \varrho$ den Radius eines sol-

chen Empfindungskreises vorstellt, so können wir die Formel in folgenden Satz zusammenfassen:

„Die Widerstandsgrösse K ist für jede Hautstelle umgekehrt proportional dem Quadrate des Radius des Empfindungskreises.“

Welche Bedeutung die Aenderung der Grösse K für verschiedene Hautstellen hat, haben wir schon auseinandergesetzt. Diese Aenderung kann, da $K = 2\pi \cdot \alpha \cdot k$ ist, herrühren von einer Aenderung von k oder von α. Es wäre nun möglich, dass der specifische Widerstand k eines centralen Elementes für alle Hautstellen derselbe und dass sich nur α die Dichtigkeit der centralen Elemente ändert. In diesem Falle würde dann die Dichtigkeit der centralen Elemente allein dem Quadrate des Radius des Empfindungskreises umgekehrt proportional sein.

Wenn z. B. auf der Fingerspitze der Durchmesser eines Empfindundungskreises a = 2 *mm.* beträgt, so würde die Constante K für diese Hautstelle gleich *1* sein. Wenn auf dem Rücken zwischen Schulterblatt und Wirbelsäule $2\,\varrho = 40$ *mm* beträgt, so erhalten wir für $K = {}^1/_{400}$. Je kleiner also K ist, desto grösser ist der Durchmesser eines Empfindungskreises; der Werth von K an der Fingerspitze verhält sich zu dem Werthe von K auf dem Rücken wie 400 : 1, d. h. die Widerstände, welche die Einheit der centralen Fläche für die Fingerspitze und für die Rückenhaut der Erregung bieten, verhalten sich wie 400 : 1. Würden wir nun ferner, was noch unentschieden bleiben muss, zu der Annahme berechtigt sein, dass der speeifische Widerstand K für alle centralen Elemente gleich ist, dass also der geleistete Widerstand nur von der Dichtigkeit α der centralen Elemente abhängt, so würden damit die Dichtigkeiten der centralen Elemente für die Fingerspitze und für die Rückenhaut sich verhalten wie 400 : 1. Gehen wir noch einen Schritt weiter und bedenken, dass jedem centralen Element ein Element der empfindenden Oberfläche entsprechen muss, so müsste hiernach die Anzahl empfindender Elemente in der Flächeneinheit an der Fingerspitze zu der an der Rückenhaut sich ebenfalls wie 400 : 1 verhalten.

§ 12. Weitere Consequenzen der Theorie.

In dem Vorhergehenden sind wir durch einfache logische Schlussfolgerung zu der Anschauung geführt worden, dass wir bei dem Acte der Lokalisation eines Reizes den Ort desselben in das Maximum der Empfindungscurve verlegen. Wir wollen nun weiter sehen, wie sich

diese Anschauung durch die Erfahrung rechtfertigt, und welche weitere Folgernngen wir aus ihr ziehen können. Versuchen wir also, ob sich schon bekannte Thatsachen aus unserer Theorie hinreichend erklären lassen, und ob sie zu andern mit dem Experiment übereinstimmende Forderungen führt. Wir haben oben die Möglichkeit hingestellt, dass wir den Ort der Reizung auf den ganzen Irradiations-Kreis ausdehnen, der sich rings um den gereizten Punkt im Centrum bildet. Wäre dies wirklich der Fall, so wäre die Bedingung, unter der wir zwei nahe Reize gesondert wahrnehmen, sehr einfach zu formuliren. Sie müssten dann nämlich soweit von einander entfernt sein, dass die beiden Empfindungscurven sich in keinem Punkte mehr schneiden. Hat diese Entfernung den Durchmesser eines Empfindungskreises erreicht, so würden die beiden Empfindungscurven gerade mit ihren Schwellenwerthen an einander stossen.

Wäre nun die eben gemachte Annahme richtig, so würde sie, wie man leicht begreift, zu folgendem Resultat führen. Bedenkt man nämlich, dass die Grösse des Irradiations-Kreises mit der Intensität der in das Centrum eintretenden Erregung wächst, so tritt offenbar der Fall ein, dass für zwei einander nahe Reize die entsprechenden Empfindungscurven der centralen Fläche bei schwacher Reizung sich noch nicht schneiden, bei starker Reizung aber einander erreichen, und zum Theil mit ihren Flächenstücken decken. Bei schwacher Reizung müsste man dann zwei getrennte Reize, bei starker nur einen gemeinsamen Reiz wahrnehmen. Kurzum, es müsste bei schwacher Reizung der Durchmesser eines Empfindungskreises kleiner sein als bei starker Reizung.

Mir sind bisher keine Versuche bekannt, welche diese Frage direkt betreffen. Ich habe daher zu diesem Zwecke einige Versuche in bekannter Weise angestellt. Man bedient sich hierzu am einfachsten eines Zirkels, an dessen Spitzen man zwei Stecknadeln durch Umwickeln von Fäden so befestigt, dass die runden Köpfe der Nadeln, die auf die Haut aufgesetzt werden, gerade die Zirkelspitzen decken und dadurch jede Schmerzempfindung verhüten. Ich habe nun einmal die Spitzen schwach unter möglichst geringem Druck aufgesetzt und diejenige Entfernung aufgesucht, bei der beide Empfindungen in eine verschmelzen. Das andere Mal wurde dieselbe Entfernung bei mässig starkem Drucke aufgesucht.

Versuch 1. 11. 4. 70.

M. B. Techniker. 21 Jahre.

Ort der Reizung: Mitte der dritten Phalanx des rechten Zeigefingers.

Entfernung der Zirkelspitzen.	Zahl der wahrgenommenen Punkte.
Leise Berührung.	
0 mm.	1
4,5 „	2
2,5 „	
0 „	1
2 „	1
2 „	1
2 „	1
Starker Druck.	
0 mm.	1
5 „	2
0 „	1
6 „	2
4 „	2
4 „	2
1 „	?
1 „	1
1,5 „	1
2 „	?
2 „	?
2,5 „	2
2,5 „	2
2,5 „	1
2,5 „	?

Versuch 2.

Rückenhaut zwischen Schulterblatt und Wirbelsäule.

Entfernung der Zirkelspitzen.	Zahl der wahrgenommenen Punkte.
Schwacher Druck.	
0 mm.	1
0 „	1
50 „	2
50 „	2
40 „	1

40	mm.	1
0	„	1
0	„	1
40	„	1
50	„	2

Starker Druck.

0	mm.	1
0	„	1
0	„	1
70	„	2
50	„	2
40	„	2
0	„	1
40	„	?
35	„	2
35	„	2
0	„	2
0	„	1
40	„	1

Aus den angeführten Versuchen ergiebt sich nun, dass kein wesentlicher Unterschied im Resultat sich herausstellt, ob mit schwachem oder starkem Drucke gereizt wird. Stellen wir uns also, wie es unsere Theorie verlangt, um jeden gereizten Punkt auf der Haut einen Irradiations-Kreis vor, so ist der Durchmesser eines Empfindungskreises unabhängig von der Grösse des Irradiationskreises. Wir müssen daher die Ansicht, dass wir den Ort der Reizung auf den ganzen Irradiationskreis ausdehnen, entschieden zurückweisen.

Sehr wohl aber lässt sich die eben gewonnene Thatsache erklären, wenn wir daran festhalten, dass wir den Ort der Reizung in das Maximum der Empfindungscurve verlegen. Wir wissen, dass das mittlere Maximum der summirten Empfindungscurve in zwei Maxima zu zerfallen beginnt, sobald die beiden einfachen Curven sich in ihren Wendepunkten schneiden, wenn also $\frac{a}{2} = \sqrt{\frac{1}{K}}$ ist. Diese Bedingung ist aber, wie man sieht, ganz unabhängig von dem ursprünglichen Werth der eintretenden Erregung y, denn so hoch auch die Ordinaten der Empfindungscurven sein mögen, so behält doch für den Wendepunkt x immer denselben Werth. Bleibt also K constant, so

muss aueh der Durehmesser des Empfindungskreises bei jeder Stärke der Reizung ein eonstanter sein.

Die Vergleichung von Figur 27 und 29 maeht das eben Gesagte dureh die Zeichnung deutlich. In beiden Fällen haben wir für dieselbe Hautstelle dieselbe Entfernung $c\ c' = a$ der beiden gereizten Punkte; in Fig. 27 sind die Curven in Folge stärkerer Reizung viel höher als in Fig. 29. Trotzdem sehneiden sieh in beiden Fällen die Curven in ihren Wendepunkten *s* und die beiden summirten Curven fangen zu gleicher Zeit an in zwei Maxima zu zerfallen. Mit Hülfe der geometrisehen Vorstellung wird man ferner leicht erkennen, dass in Figur 27 der Sehnittpunkt *s* weit präciser bestimmbar ist als in Fig. 29, in der die Curven flaeher verlaufen, dass aueh das in der Mitte entstehende Maximum der summirten Curve in Fig. 27 steiler

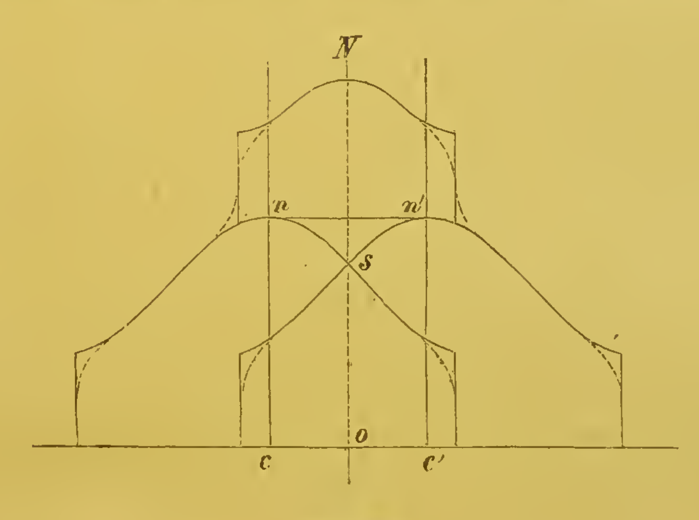


Fig. 29.

abfällt als in Fig. 29. Dies seheint mir von Bedeutung für den Erfolg der eben angestellten Versuehe, denn man begreift daraus, dass bei stärkerer Reizung unsere Angaben über die Zahl der gereizten Punkte präeiser sind als bei sehwaeher Reizung.

Endlieh gelangen wir aueh zu einer befriedigenden Erklärung derjenigen Thatsaehe, die bisher dem Verständniss besondere Sehwierigkeiten bereitet hat. Eingangs dieses Absehnittes haben wir auseinandergesetzt, auf welehe Weise E. H Weber es erklärt, dass der Durchmesser eines Empfindungskreises, also di grösste Entfernung, in der zwei Punkte als ein einziger wahrgenommen werden, innerhalb kleiner Versehiebungen auf einer Hautstelle dieselbe bleibt und dass bei Versehiebung der Zirkelspitzen über einen Kreis hinaus nicht plötzlich eine Stelle auftritt, wo die eine Empfindung in zwei über-

geht. Er widerlegt zunächst die Vorstellung, dass eine Nervenfaser einen bestimmten Empfindungskreis versorgt, aus der eben angeführten Thatsache und nimmt an, dass wenn zwei gereizte Punkte gesondert wahrgenommen werden sollen, eine bestimmte Anzahl empfindender Elemente, von denen jedes von einer Nervenfaser versorgt ist, zwischen zwei gereizten Elementen liegen muss.

Es ist kaum nöthig nach unserer Theorie die Erklärung der besagten Thatsachen des Weiteren auseinander zu setzen. Ein Blick auf die Figur 27 genügt allein, um zu begreifen, dass wenn sich die Punkte c c', welche den gereizten Punkten der Hautoberfläche entsprechen, in der centralen Fläche verschieben, die Curven n und n' und ebenso die Curve N dieselbe Gestalt beibehält, so lange die Grösse K für eine Hautstelle dieselbe bleibt. Also wird auch in diesem Falle der Durchmesser des Empfindungskreises continuirlich an allen Punkten einer solchen Hautstelle derselbe sein. Nur wenn K sich ändert, wird er ein anderer werden, was z. B. in bedeutendem Maasse hervortritt, wenn man zwei Zirkelspitzen über die Wange vom Ohr bis zu den Lippen führt.

Man sieht nun ein, dass die ebenerwähnte Annahme von Weber in der That ihre Berechtigung hat. Für sich hingestellt aber entbehrte sie bisher einer näheren Begründung, die erst von unserer Theorie geliefert wird. Denn diese giebt nunmehr die befriedigende Erklärung dafür, dass zwischen zwei gereizten sensibeln Elementan der Haut eine Anzahl nicht direkt gereizter liegen muss, wenn sie getrennt wahrgenommen werden sollen und sie erklärt es auch, wesshalb diese Zahl an jeder Hautstelle eine ganz bestimmte ist, weil sie nur von der Grösse K abhängt.

Somit ist also unsere Theorie in vollkommener Uebereinstimmung mit der Weber'schen Anschauung und sie besteht im Wesentlichen eigentlich in einer tieferen Begründung der letzteren.

§. 13. Bestätigung der Theorie durch den Versuch.

Mit Hülfe der eben entwickelten Theorie lässt sich eine weitere Betrachtung anstellen, welche wir ebenfalls durch Versuche zu prüfen im Stande sind. In der Figur 28 sehen wir, dass die wirkliche Entfernung der gereizten Punkte c $c' = a$ grösser ist, als die empfundene Entfernung der beiden Maxima N_1 und N_2 von einander. Je kleiner die Entfernung a ist, desto grösser ist die Differenz der wirklichen und der empfundenen Entfernung der gereizten Punkte, denn

wir wissen, dass die beiden Maxima N_1 und N_2 immer schneller aneinander rücken, je kleiner a wird. Wir wollen nun auf eine Hautstelle zwei Zirkelspitzen in einer Entfernung a aufsetzen, die so gewählt ist, dass sie etwas grösser als der Durchmesser eines Empfindungskreises ist, so dass sie als eine deutliche Entfernung abgeschätzt werden kann. Diese Entfernung wollen wir uns als die Einheit merken. Alsdann vergrössere man den Abstand der Zirkelspitzen so lange, bis die empfundene Entfernung doppelt so gross erscheint als diese Einheit. Dann wird man finden, dass die wirkliche Entfernung der Zirkelspitzen bei Weitem noch nicht doppelt so gross ist, als die erste Entfernung a. Ich empfand z. B. auf der rechten Stirnhälfte in der Nähe des Tuber eine Entfernung von 21,5 mm. eben noch als einen einfachen Punkt. Es war also 21,5 der Durchmesser des Empfindungskreises. Dann wurden an derselben Stelle die Zirkelspitzen in einer Entfernung von 23 mm. aufgesetzt und die hierbei empfundene Entfernung merkte ich mir als Einheit. Darauf wurde die Entfernung der Zirkelspitzen vergrössert und bei einer Entfernung von 27 mm. glaubte ich bereits eine doppelte Entfernung zu empfinden. Ich hielt also die Entfernung 27 für nochmal so gross als die Entfernung 23.

Nach unserer Theorie ist nun diese Thatsache leicht zu erklären. Bei einer Entfernung der gereizten Punkte von 21,5 mm. fielen die Maxima N_1 und N_2 Fig. 28 noch zusammen. Bei einer Entfernung von 23 mm. waren die Maxima bereits getrennt und lagen von einander in einer Entfernung 1 und bei 27 mm. Abstand der Zirkelspitzen waren sie in die Entfernung 2 von einander gerückt.

Unsere Formeln geben uns noch genaueren Aufschluss über diesen eigenthümlichen Vorgang. Wir vermögen die Entfernung der Maxima von einander zu berechnen, wenn wir für eine Hautstelle die Constante K kennen und einen bestimmten Abstand der Zirkelspitzen a annehmen.

Wenn wir von der Formel für die summirte Curve p. 188

$$Y = e^{-\frac{K}{2}\left(\frac{a}{2}+X\right)^2} + e^{-\frac{K}{2}\left(\frac{a}{2}-X\right)^2}$$

den ersten Differentialquotienten bilden und diesen gleich Null setzen, so hat die Curve für jedes X, welches der Gleichung genügt, entweder ein Maximum oder ein Minimum. Das Minimum liegt in dem Punkte $X = o$. Ausserdem giebt es zwei Maxima, deren positives oder negatives X der Gleichung ebenfalls genügen muss. Wir wollen nun dasjenige X, dessen positiver oder negativer Werth dem Differential-

quotienten den Werth Null giebt, gleich S setzen. Dann erhalten wir aus dem ersten Differentialquotienten die Bedingungsgleichung:

$$K \cdot a \cdot S + \text{log. nat.} \left(\frac{a}{2} - S\right) + \text{log. nat.} \left(\frac{a}{2} + S\right) = o$$

In dieser Gleichung ist $K = \frac{1}{\varrho^2}$, nach p. 192, wo ϱ den Radius des Empfindungskreises bedeutet; a ist die wirkliche Entfernung der Zirkelspitzen, von einander, S ist die Entfernung der beiden Maxima von dem Nullpunkte des Coordinatensystems. Also ist $2 \,.\, S$ die empfundene Entfernung der Zirkelspitzen, welche der wirklichen Entfernung a entspricht. Sind nun a und K gegeben, so kann man aus der Gleichung den jedesmaligen Werth von S finden. Ich führe nun einen Versuch ausführlicher an: Es wurde meine rechte Stirnhälfte zum Versuch benutzt, indem mir, während ich die Augen schloss, ein Gehülfe die Zirkelspitzen aufsetzte. Es ergab sich aus einer Reihe von Beobachtungen $2\,\varrho = 21{,}5$ mm. Nun wurde der Abstand der Zirkelspitzen $a = 23$ mm. angenommen, aufgesetzt und gleich danach ein zweiter Zirkel mit etwas grösserem Spitzenabstande aufgesetzt. Dies wurde mehrere Male wiederholt und ich hatte anzugeben, ob die zweite Entfernung mir grösser oder kleiner als das Doppelte der ersten Entfernung vorkam. In der folgenden Tabelle enthält die erste Rubrik diese zweiten Entfernungen, die zweite das Urtheil darüber.

a =	23.
25,3	$< 2\,a$
27,3	$> 2\,a$
27	$= 2\,a$
26,2	$< 2\,a$
27	$= 2\,a$

Es erschien mir also 27 gleich 2 mal 23. Nun wurde in die gegebene Gleichung für a der Werth 23 eingesetzt, für K der Werth $\frac{1}{\left(\frac{21,5}{2}\right)^2}$ und es ergab sich, dass $S_1 = 6{,}28$ mm. sei.

Dann wurde in dieselbe Gleichung für a der Werth 27 eingesetzt und man erhielt $S_2 = 11{,}75$ mm.

Man sieht, dass S_1 zu S_2 sich ungefähr wie 1 : 2 verhält. Bei dem Abstand 23 der Spitzen sind die Maxima 12,56 mm. von einander

entfernt und bei dem Abstand 27 sind die Maxima 23,5 mm. von einander entfernt. Es wurde daher die zweite Entfernung für doppelt so gross als die erste gehalten.

§ 14. Schlussbemerkung.

Wir haben in dem Vorhergehenden uns die Vorstellung gemacht, dass die Erregung aus der Nervenfaser in die centralen Elemente mit einer als constante Grösse gedachten Intensität eintritt, dass diese Intensität mit der Fortpflanzung in den centralen Elementen nach einem bestimmten Gesetze abnehme, dass sie aber in jedem einzelnen Elemente, so lange sie vorhanden ist, eine bestimmte Grösse habe. In der Nervenfaser besteht nun, wie wir wissen, die Erregung nicht in einem stationär bleibenden Zustande, sondern in einer Veränderung des Zustandes, die wir durch eine molekulare Schwingung erklärt haben. Nehmen wir an, dass der Erregungsvorgang in den centralen Elementen ein ähnlicher sei, dass er auch aus molekularen Schwingungen zusammengesetzt sei, so werden wir die Intensität der Erregung daselbst nicht als eine einfache stationäre Grösse betrachten können. Die Intensität der aus der Nervenfaser in ein centrales Element eintretenden Erregung kann auch nicht als eine solche Grösse angesehen werden, sondern erscheint, wie wir auseinandergesetzt haben, als die Summe aller lebendigen Kräfte, welche in einer Reizwelle enthalten sind, wenn wir uns die Erregung nur aus einer Reizwelle bestehend denken. In Wirklichkeit werden wir es, ausser bei electrischem Reize, niemals mit einer isolirten Reizwelle zu thun haben, aber man kann sich jede Erregung in einzelne Reizwellen zerlegen und denselben Vorgang so oft wiederholt vorstellen, als Reizwellen existiren. Wie nun auch der zeitliche Verlauf einer Reizwelle in den centralen Elementen sich gestalten mag, immerhin kann man auch hier die Intensität der Erregung derjenigen Summe von lebendigen Kräften gleich setzen, welche in einer Reizwelle enthalten sind. Die Ordinaten der Erregungscurven, welche wir construirt haben, kann man daher als solche Summe lebendiger Kräfte auffassen. Beim Eintritt der Erregung aus der Nervenfaser in das erste centrale Element ist diese Summe gleich der lebendigen Kraft einer Reizwelle der Nervenfaser. Mit der Fortpflanzung der Erregung in den centralen Elementen nimmt sie nach einem bestimmten Gesetze ab, welches wir entwickelt haben. Der Act der Empfindung, namentlich der Act der bewussten Empfindung, soll nun durch die aufgestellte Theorie keineswegs als

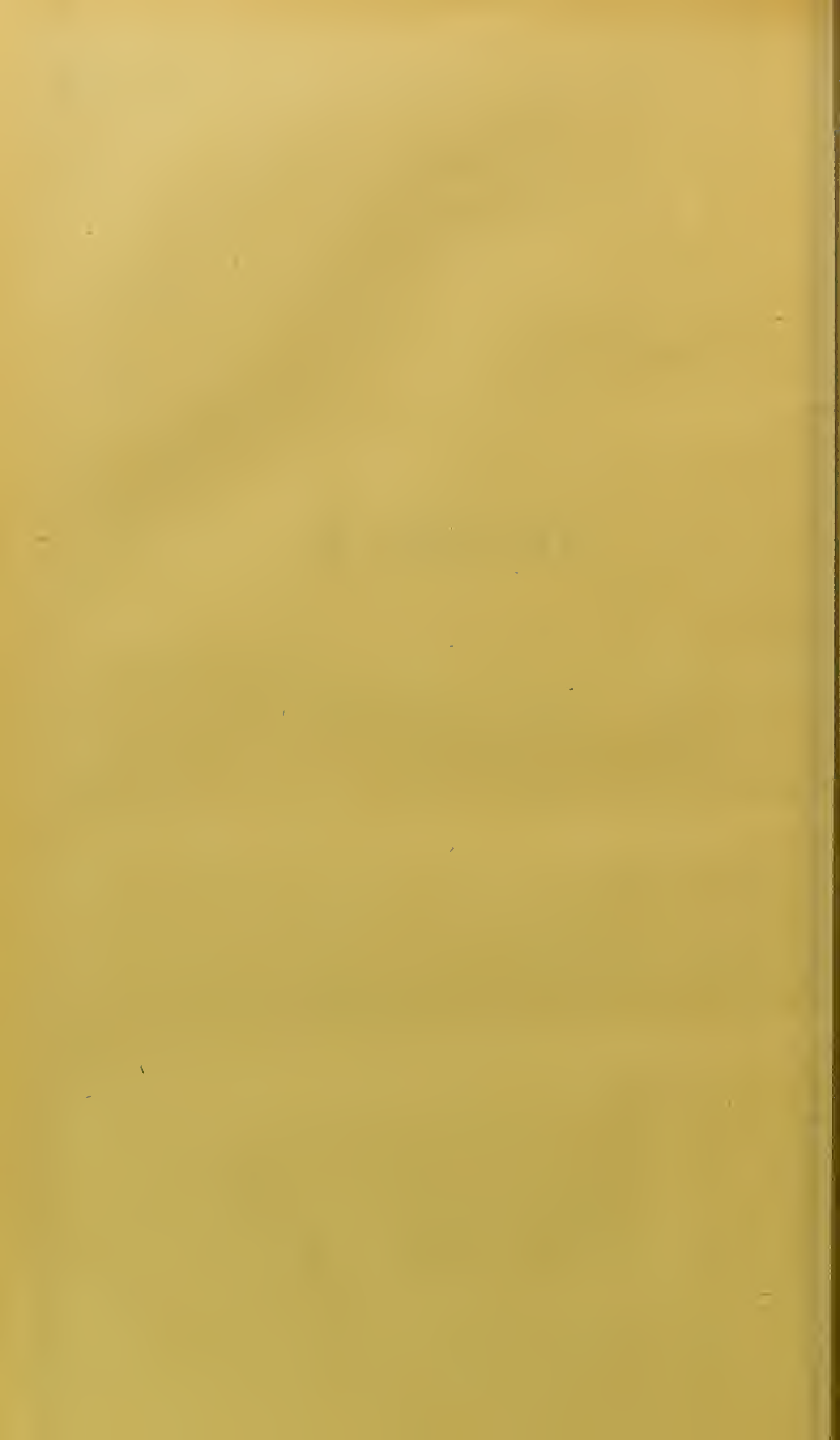
erklärt betrachtet werden. Vielmehr soll dadurch nur ein Zusammenhang zwischen der Ausbreitung der Erregung in den centralen Elementen und der entstehenden Empfindung hergestellt sein.

Die durch den Nerven dem Centrum zugeführte Erregung kann nicht als die Summe derjenigen Kräfte betrachtet werden, die sich in Empfindung verwandeln. Wir dürfen uns nicht vorstellen, dass die lebendige Kraft der im Centrum anlangenden Reizwelle des Nerven sich daselbst in diejenigen Kräfte umsetzt, aus denen die Empfindung besteht. Denn wenn dies der Fall wäre, so müssten Erregung und Empfindung einander proportional sein und könnten nicht in dem durch das Fechner'sche Gesetz ausgedrückten Zusammenhange stehen. Desshalb müssen wir annehmen, dass in den centralen Elementen eine Auslösung von Kräften stattfindet, aus denen der Vorgang der Empfindung zusammengesetzt ist, ähnlich der Auslösung von Kräften im Muskel, aber verschieden in Bezug auf die Erscheinungsweise der frei werdenden Kräfte.

Nach den Vorstellungen unserer Theorie beurtheilen wir die Intensität einer Erregung nach der Anzahl derjenigen centralen Elemente, über welche sich die Erregung ausbreitet. Indem bei diesem Vorgange in jedem centralen Elemente die Erregung nach einem bestimmten Gesetze abnimmt, verschwindet ein Theil derselben und dient dazu, um als auslösende Kraft Spannkräfte frei zu machen; und wenn in jedem centralen Elemente gleich grosse Spannkräfte frei werden, so wird die Summe der freigewordenen Spannkräfte der Anzahl der erregten centralen Elemente proportional sein, — eine Vorstellung, aus der sich das psychophysische Gesetz ergiebt.

Abschnitt V.

Der Erregungsvorgang in den motorischen Nervencentren des Herzens.



§ 1. Einleitung.

Wenn ich in diesem Abschnitte an das Vorhergehende, welches von dem Erregungsvorgang in den Nerven, Muskeln und empfindenden Centren handelt, eine Untersuchung über die Herzcentra anschliesse, so entspringt dieser Zusammenhang einem Experiment, zu welchem ich durch Nachdenken über den Erregungsvorgang in den motorischen Centren geführt worden bin. Offenbar werden in diesen Centren die Processe ähnlicher Natur sein wie die, welche in den empfindenden Centren stattfinden. Aber es besteht der wesentliche Unterschied darin, dass in den sensibeln Centren Erregung verschwindet, während umgekehrt in den motorischen Centren Erregung entsteht. Leider sind wir nicht im Stande, diejenigen motorischen Centra, welche der willkührlichen Bewegung dienen, dem Experiment zu unterwerfen. Wir vermögen diese Centren nicht aus sich heraus zur Thätigkeit anzuregen, sondern sind entweder von den Willenserregungen abhängig oder müssen auf reflectorischem Wege mit Hülfe der sensibeln Nerven und Centren auf die motorischen Centra einwirken.

Zunächst hatte ich die Absicht durch Anwendung des constanten Stromes auf das Rückenmark zu versuchen, ob hierbei eine Aenderung in der Thätigkeit der motorischen Centren eintrete. Eine solche Untersuchung hätte auch ausserdem vielleicht einen praktischen Werth für die Electrotherapie, welche ja auf Centralorgane den constanten Strom einwirken lässt. Dennoch liess ich diese Versuche fallen, weil der Erfolg ein zu complicirter und inconstanter ist, indem der Strom, der dem Rückenmark des lebenden Thieres zugeleitet wird, sich nicht allein auf die centralen Theile des Markes beschränkt, sondern auch die darin enthaltenen Wurzelfasern in einen electrotonischen Zustand versetzt, der nach der Richtung des Stromes wechselt. So kam ich denn auf den Gedanken, statt der Centralorgane des Nervensystems das Herz mit seinen motorischen Centren zu Versuchen zu verwenden. Dieses Versuchsobject bot verschiedene Vortheile dar. Erstens haben wir es im Herzen mit motorischen Centren zu thun,

welche zum Theil spontan thätig sind, zum Theil durch Reize in Erregung versetzt werden können. Zweitens sind diese Centra dem Experimente leicht zugänglich, und wir sind im Stande an den Contraktionen des Herzmuskels die Thätigkeit dieser Centra und ihre Veränderung leicht zu erkennen.

Die Bewegungen des Herzens und ihre Abhängigkeit von den im Herzen selbst gelegenen Nervencentren sind in den letzten Jahrzehnten Gegenstand einer grossen Reihe von Untersuchungen gewesen, als deren Ausgangspunkt man den Stannius'schen Versuch betrachten kann. Da wir in dem Folgenden auf diesen Fundamentalversuch zurückgreifen werden, so müssen wir über denselben einiges Speciellere vorausschicken.

Die Deutung des Stannius'schen Versuches*) am Froschherzen ist unter den Physiologen lange Zeit Gegenstand der Controverse gewesen. Obgleich derselbe in verschiedenen Modificationen angestellt nicht immer bei allen Untersuchern übereinstimmende Resultate geliefert hat, so ist doch der wesentliche Erfolg ein und derselbe gewesen. Er besteht darin, dass erstens nach Abtrennung des von den eintretenden Hohlvenen gebildeten Hohlvenensinus die spontanen Pulsationen der Vorhöfe und der Kammer sofort aufgehoben werden, während der Hohlvenensinus fortpulsirt und dass zweitens wieder von Neuem theils am Ventrikel theils an den Vorhöfen oder auch zugleich an beiden Pulsationen auftreten, sobald in der Nähe der Scheidewand zwischen Vorhof und Kammer eine Unterbindung oder Durchschneidung geschieht.

Was den Erfolg anbetrifft, den die Abtrennung des Hohlvenensinus bewirkt, so herrscht hierin genügende Uebereinstimmung. Nur die Durchschneidung und Unterbindung zwischen Atrien und Ventrikel ergab nicht immer dasselbe Resultat. Zuweilen beginnen hiernach der Ventrikel allein oder die Vorhöfe allein oder beide zusammen von Neuem die Pulsationen. Diese Unregelmässigkeiten sind nun aber zur Genüge erklärt durch die Untersuchungen von Bidder über die Herznerven. Die von ihm an den Artrioventrikular-Klappen gefundenen Ganglien sind es nämlich, welche in dem erwähnten Versuche gereizt werden und neue Pulsationen veranlassen. Wird nun der Schnitt so geführt, dass diese nur mit den Atrien in Verbindung bleiben, so pulsiren nur diese und der Ventrikel bleibt in Ruhe. Das

*) Müller's Archiv. 1852. p. 85.

Umgekehrte ist der Fall, wenn sie am abgeschnittenen Ventrikel sitzen geblieben sind; während beide Theile des Herzens pulsiren werden, wenn der Schnitt gerade durch sie hindurchführt.

Bei der Unterbindung pulsirt gewöhnlich nur der Ventrikel weiter. Dies kommt wohl daher, dass die Ligatur von dem dickwandigen Ventrikel leichter nach den dünnwandigen Atrien hingleitet und daher oberhalb der Atrioventrikular-Ganglien zu liegen kommt. In demselben Jahre in welchem Stannius seine Versuche am Froschherzen veröffentlichte, erschien von Bidder*) eine Untersuchung der von Remak entdeckten Ganglien des Froschherzens und ihre Beziehung zum N. vagus. Bidder beschreibt den Eintritt der R. cardiac. in das Septum der Vorhöfe, in welchem sie zunächst einen mit Ganglienzellen durchsetzten Plexus bilden und nach Art eines Chiasma Nervenfasern austauschen. Man sieht nun einen vorderen und einen hinteren Scheidewandnerven nach dem Ventrikel hin verlaufen, die auch schon von Ludwig**) beschrieben worden sind. In der untern Hälfte des Septum sind sie von einem zweiten Ganglienhaufen durchbrochen und an den Atrio-ventrikularklappen münden sie in die dort befindlichen grösseren Ganglienanhäufungen ein.

In neuester Zeit hat Bidder***) die im Septum enthaltenen Ganglienzellen genauer untersucht. Er fand an ihnen die gleichzeitig von Beale und J. Arnold im Sympathicus entdeckten Spiralfasern, die eine gerade Faser umschlingen. In den Scheidewandnerven erkennt man markhaltige und marklose Fasern, von denen die ersteren zahlreicher beim Eintritt in das Septum, letztere zahlreicher an der Ventrikelgrenze des Septum sind, so dass die Fasern beim Durchtritt durch die eingestreuten Ganglienhaufen ihr Mark zu verlieren scheinen. Bidder schliesst namentlich aus Versuchen, in welchen nach Durchschneidung der N. vagi Degeneration des peripherischen Endes erzeugt wurde, dass die Spiralfaser die eintretende Vagusfaser ist und die gerade die austretende, welche der motorischen Erregung des Herzmuskels dient.

Ich übergehe die Controversen über die Auslegung der Stannius'schen Versuche, da heute wohl darüber keine sonderlichen Meinungsverschiedenheiten mehr herrschen. Namentlich hat v. Bezold

*) Müller's Archiv. 1852. p. 163.
**) Müller's Arch. 1848. p. 140.
***) Reichert- du Bois' Arch. 1868. p. 1.

die nun anerkannte Ansicht vertreten, dass im Hohlvenensinus sich die automatischen Centren befinden, von denen die Erregung des ganzen Herzens ausgeht. Durch den Wegfall derselben erklärte er den Stillstand des Herzens nach Abtrennung des Hohlvenensinus. Er nahm aber auch gleichzeitig im Herzen selbst hemmende Kräfte an und stellte sich vor, dass diese von dem Uebergewicht erregender Kräfte durchbrochen würden. Nach der Fortnahme des Sin. venos. würden sich hiernach in den Vorhöfen und der Kammer die hemmenden und erregenden Kräfte einander das Gleichgewicht halten, das aber durch einen hinzutretenden Reiz von Aussen gestört einer erneuten Thätigkeit Platz macht. Daher kommt es, dass das ruhende Herz auf jeden einzelnen Reiz mit einer Pulsation antwortet.

Einfacher und weniger hypothetisch ist es, wenn man, was zuerst Eckhard ausgesprochen hat, annimmt, dass die in den Vorhöfen und der Kammer gelegenen Centren nur reflectorischer Natur sind, so dass sie nur auf direckte Reizung des Herzens antworten. Dabei ist also nichts vorausgesetzt über die Natur der in diesen Centren obwaltenden Kräfte und man ertheilt ihnen nur die Eigenschaft der z. B. im Rückenmark vorhandenen reflectorischen Centren.

Begründet scheint mir nach diesen Betrachtungen vor Allem die Verlegung der automatischen Kräfte in den Hohlvenensinus. Es kommt hier zunächst nicht in Betracht, wie man sich die automatischen Kräfte vorzustellen habe. Als Definition aber wollen wir hinzufügen, dass unter automatische Centren solche verstanden werden, die ohne einen durch centripetale Nerven ihnen zugeführten Reiz dauernd oder periodisch thätig sind.

§ 2. Vorversuche.

In den folgenden Versuchen handelt es sich im Wesentlichen um die Einwirkung des constanten electrischen Stromes auf das ausgeschnittene Froschherz. Ich stellte die ersten derselben nicht in der Erwartung eines vorher überdachten Resultates an, vielmehr zuerst nur in der Absicht zu sehen, wie ein spontan thätiges Organ, welches gleichzeitig Nervencentren, Nerv und Muskel in sich vereinigt, auf den constanten Strom reagiren möge, ohne dass ich mir von einem solchen Versuch ein einfaches Ergebniss versprach. Obgleich nun diese ersten Versuche keine Gesetzmässigkeit im Verhalten des Herzens erkennen liessen, so schienen sie mir bei näherer Ueberlegung darauf hinzuweisen, dass unter Herstellung einfacherer Bedingungen

diese Versuchsmethode zu einigen Aufschlüssen über die Thätigkeit der Herzcentren führen könnte.

Es existiren bereits Versuche von Eckhard*), in denen durch den abgeschnittenen Ventrikel constante Ströme hindurchgeleitet wurden. Sobald der Strom geschlossen wurde, stellten sich in dem vorher ruhenden Ventrikel von Neuem rhythmische Pulsationen ein. Heidenhain**), welcher die Eckhard'sche Ansicht von der rein reflectorischen Natur der Vorhofsganglien zu widerlegen suchte, hat ebenfalls das Froschherz und Theile desselben der Einwirkung des constanten Stromes unterworfen. Er leitete den Strom vom oberen Ende der Vorkammern zur Herzspitze und beobachtete bei Anwendung von 1—8 Grove'schen Elemente eine mit der Stromstärke wachsende Pulsfrequenz, die bei den stärkeren Strömen oft unzählbar wurde und in Tetanus überging. Nach Unterbindung zwischen Vorhof und Hohlvenensinus traten in dem stillstehenden Herzen von Neuem Pulsationen ein, die nach der Oeffnung des Stromes wieder aufhörten. Heidenhain bemerkt, dass die constanten Ströme ganz ebenso auf das Herz wirken, wie intermittirende Inductionsströme, die ebenfalls bei mässiger Stärke Beschleunigung der Pulsation und dann Tetanus erzeugen. Er erklärt dieses Verhalten des Herzens aus der von Pflüger gefundenen Eigenschaft des constanten Stromes auch auf motorische Nerven erregend zu wirken. In derselben Weise soll auch der constante Strom ein Reiz für die motorischen Apparate des Herzens sein. — Gehen wir nun zu den eigenen Versuchen über.

Die Art und Weise, in der man den constanten Strom auf das Herz einwirken lässt, ergiebt sich aus bekannten Thatsachen von selbst. Denn es liegt zuvörderst am nächsten, dem Strom eine solche Richtung zu geben, die dem Ablauf der Pulsationswelle gleich oder entgegengesetzt ist. Wir werden also die Einrichtung so treffen, dass der Strom entweder vom Sin. venos. zur Herzspitze oder umgekehrt fliesst.

Die Electroden, durch die ich den Strom zuleitete, habe ich mehrfach variirt, theils um dadurch die Resultate zu controliren, theils um die zweckmässigste Anordnung ausfindig zu machen. Zuerst hing ich das ausgeschnittene Herz mit einer Pincette, welche die eine

*) Beiträge zur Anatomie u. Physiol., Heft III p. 147.

**) Erörterungen über die Bewegungen des Froschherzens. Müller's Archiv. 1858. p. 479.

Eleetrode vorstellte, an den Hohlvenen auf und liess die Herzspitze auf einem als zweite Electrode dienenden Stanniolplättehen ruhen. Indessen scheint diese Aufhängung das Herz, wenigstens den Hohlvenensinus und die Vorhöfe, zu sehnell zu ermüden. Dann legte ieh das Herz auf eine Glasplatte zwisehen zwei Stanniolstreifen, denen der Strom zugeleitet wurde und braehte zwisehen Herz und Stanniol kleine Leberstüekehen, die sieh der Herzsubstanz sehr leieht und dieht anschmiegen. Ferner gebrauehte ieh in einigen Fällen Nadeln als Eleetroden, die in die Hohlvenen und in die Herzspitze eingesenkt wurden, während das Herz auf einer Korkplatte gelagert war.

Sehliesslieh wandte ieh in der grossen Mehrzahl der nun folgenden Versuche unpolarisirbare Electroden an, welche aus den von du Bois-Reymond angegebenen Zinkgefässen, der $ZnSO_4$ Lösung, den Bäusehen und den Thonplättchen bestanden. Zwisehen den sich gegenüberstehenden Bäusehen ruhte auf einem auf den Tiseh aufgekitteten Korke ein Glassplättehen von der Form und Grösse eines Objeetglases. Die Thonplättchen lagen zur Hälfte auf den Bäusehen, zur Hälfte auf der Glasplatte und zwisehen ihnen wurde das Herz auf die Glasplatte gelegt. Zur Verbindung des Thonplättehens mit dem Herzen dienten Leberstückchen, denen die Basis des Herzens und die Herzspitze sich ansehmiegten, so dass bei Bewegungen desselben keine Veränderungen des eintretenden Stromes zu befürehten waren.

Obgleieh ieh keinen Unterschied im Ergebniss bemerkt habe, ob ich polarisirbare oder unpolarisirbare Eleetroden anwandte, so habe ich doeh letztere in der Mehrzahl der Fälle benutzt. Wenn daher in den folgenden Versuehen über die Electroden nichts Besonderes bemerkt ist, so ist immer die eben beschriebene Anordnung der unpolarisirbaren Electroden im Gebrauch gewesen.

Ich nenne in den folgenden Versuchen durehgehend die Richtung des Stromes vom Sin. venos. oder der Basis des Herzens zur Herzspitze — absteigend, dagegen die Richtung von der Herzspitze zur Basis — aufsteigend. Ieh führe folgende Versuche an:

1) Kette 3 Daniell. Electroden aus Stanniol und Leber.

Pulse in 30″.

Ohne Str.	Absteig-Str.	Ohne Str.	Aufsteig-Strom.
12	17	11	Unvollkommene Contraktionen. Manchmal Stillstand.

Der Sin. venos. wird abgetrennt. Es erfolgt Stillstand. Während der Durchleitung des Stromes beginnen die Pulsationen in den Vorhöfen und der Kammer wieder.

2) Kette 3 Daniell. Electroden aus Stanniol und Leber.

Pulse in 30″.

Ohne	Aufst.	Ohne	Abst. Str.
13	13	12	? umgekehrter Rhythmus.
		11	9 in umgekehrtem Rhythmus, dann 3 regelmässige.
		12	14 die ersten 8 in umgekehrtem Rhythmus.

3) 5 Daniell. Electroden aus Stanniol und Leber.

Ohne	Aufst.-Str.
18	14
17 ½	15
	regelmässiger Rhythmus, die Pause zwischen 2 Pulsen ist verlängert.
17	14½.

4) 5 Daniell. Das Herz ist direkt mit dem Stanniol in Berührung.

Ohne	Aufst.-Str.
17	3
	dann einige Minuten Stillstand.
	1 Daniell
	15.

5) 4 Daniell. Electroden aus Stanniol.

	Ohne	Aufst.	Ohne	Abst.
	17	10—11 (schwach)	17	14 Puls in Vorhöfen und Kammer gleichzeitig und etwas tetanisch.
6)	—	—	15	23
		17		
	17	(schwach)	—	—

7) Als Electroden dienen zwei feine Nadeln, von denen eine in die ven. cav., die andere in die Herzspitze eingesenkt und durch die das Herz zugleich auf einer Korkplatte festgesteckt ist.

5 Daniell. Bei auf- und absteigendem Strome tritt Beschleunigung ein. Nach Abtrennung des Sin. venos. tritt Stillstand ein. Jetzt

erzeugt der absteigende Strom von Neuem Pulsationen und zwar pulsiren zuerst die Atrien und der Ventrikel folgt. Der aufsteigende Strom erzeugt auch Pulsationen, aber im umgekehrten Rhythmus: Ventrikel-Atrium. Bei der Schliessung oder Oeffnung entsteht meist eine gleichzeitige Contraktion beider Theile. Nach der Oeffnung tritt sofort wieder Stillstand ein.

8) 5 Daniell. Electroden aus Stanniol.

Ohne	Abst.	Ohne	Aufst. Str.
9	14	$8^1/_2$	$12^1/_2$

Aus den eingeführten Versuchen ersieht man, dass der constante Strom auf das ausgeschnittene noch pulsirende Herz nicht immer denselben Einfluss ausübt. Deutlich ist in vielen Fällen die beschleunigende Wirkung des absteigenden Stromes von der Basis zur Spitze, wie dies Heidenhain beobachtet hat, aber sehr oft werden die Pulsationen, wie in Versuch 2 und 5, unregelmässig und scheinen gehemmt zu sein. Der aufsteigende Strom verursacht dagegen oft eine Verminderung der Pulszahl, jedoch nicht regelmässig, denn in Versuch 8) ist eine deutliche Beschleunigung wahrzunehmen.

Unter diesen inconstanten Resultaten zeigte sich nun in Versuch 7) eine Erscheinung, deren Verfolgung weitere Ergebnisse hoffen liess. Hier leiteten wir nämlich den Strom durch das vom Hohlvenensinus abgetrennte Herz; während dieses sich selbst überlassen und vor Reizen geschützt dauernd in Ruhe bleibt, begann es, sobald es vom Strom durchflossen war, zu pulsiren und setzte diese Pulsationen in bestimmtem Rhythmus fort, bis man den Strom wieder öffnete.

Man wird darüber nicht in Zweifel sein, dass das vollständige spontan pulsirende Herz ein complicirterer Mechanismus ist als das des Sinus venos. beraubte Herz. Das erstere enthält im Sin. venos. ein automatisches Centrum, es enthält ferner zum Theil die Enden des Nerv. vagus. Das letztere enthält dagegen reflectorische Centren, deren Thätigkeit nur durch einen von Aussen zugeführten Reiz erweckt wird. Es schien mir daher am zweckmässigsten, die Einwirkung des constanten Stromes zunächst auf das vom Sin. venos. abgetrennte Herz zu untersuchen.

§ 3. Verhalten des constanten Stromes zu dem vom Sinus venosus getrennten Herzen.

Um das Froschherz mit Zurücklassung des Sin. venos. auszuschneiden, so dass es keine spontanen Pulsationen mehr macht, halte ich folgendes Verfahren für das bequemste und sicherste. Man entnimmt am Besten das Herz dem lebenden Thiere, welches auf dem Rücken befestigt ist; tödtet man das Thier vorher, so erleidet das Herz sehr häufig vom verlängerten Mark aus Alterationen, wodurch die ferneren Pulsationen beeinflusst werden können. Namentlich entstehen durch Schlag gegen den Kopf des Thieres sehr häufig tetanische Contraktionen des Herzens. Man hebt nun nach Spaltung der Bauchhaut den Process xiphoid. mit der Pincette auf und trennt durch eine untergeführte Scheere zu beiden Seiten desselben die Bauchdecken. Nachdem man den Proc. xiph. herausgebrochen hat, spaltet man den sich hervordrängenden Herzbeutel, fasst mit der Pincette eine der beiden Aorten und schneidet sie beide mit der Scheere durch. Zieht man nun, nachdem das Blut ausgeflossen ist, das Herz an den Aorten hervor, so erkennt man leicht die Grenze zwischen Vorhof und Hohlvenensinus, an der man den Scheerenschnitt zu führen hat.

Zuweilen misslingt es, die richtige Grenze zu treffen, so dass das abgetrennte Herz noch fortfährt spontan zu pulsiren, ohne dass man einen Streifen vom Hohlvenensinus am Vorhof mit blossem Auge erkennt. Es wäre daher möglich, dass das automatische Centrum zuweilen auch noch ein klein wenig sich in die Vorhofswände hinein erstrecken könnte.*) Da es nun misslich ist, von dem schon abgetrennten Herzen noch Stücke zu entfernen, so geht man am sichersten, wenn man den Scheerenschnitt so führt, dass ein schmaler Ring des Vorhofs am Sin. venos. zurückbleibt.

In dieser Weise sind nun die folgenden Versuche vorgenommen. A. V. bedeutet, dass sich erst Atrium, dann Ventrikel contrahirt, V. A. bezeichnet den umgekehrten Rhythmus.

9) Herz ohne Sinus.

2 Daniell, Absteigender Strom.

Schliessung mehrere schnelle Pulse.

10 Uhr 15 Min. 4 Pulse in 1 Min. A. V.
10 „ 20 „ Ruhe.
10 „ 30 „ Ruhe.

*) S. Eckhard.

3 Daniell, absteigender Strom.

10 Uhr 35 Min. 11 P. in 1 Min. A. V.
10 „ 40 „ 8 „ „ „ „ „ „
10 „ 43 „ 1 „ „ „ „ „ „
10 „ 45 „ 5 „ „ „ „ „ „
10 „ 47 „ 5 „ „ „ „ „ „
10 „ 49 „ 1 „ „ „ „ „ „
10 „ 50 „ 6 „ „ „ „ „ „
10 „ 53 „ 2—3 „ „ „ „ „ „
10 „ 55 „ 1—2 „ „ „ „ „ „
11 „ 1 „ 3 „ „ „ „ „ „
11 „ 6 „ 1 „ „ „ „ „ „
Oeffnung 1 P.

Das Herz pulsirt spontan 1 P. in 1 Min. A. V.

10) Herz ohne Sinus.

2 Daniell. Aufsteigender Strom.

11 Uhr 32 Min. 8 P. in 1 Min. V. A.
11 „ 35 „ item
11 „ 40 „ „
11 „ 45 „ 7 P. „ „
11 „ 50 „ schwache P.
11 „ 55 „ nur Atrium pulsirt.

11) Herz ohne Sinus.

2 Daniell. Aufsteigender Strom.

Schliessung 10 Uhr 8 Min., mehrere Pulse V. A. dann Ruhe.

10 Uhr 15 Min. mehrere P. V. A.
10 „ 17 „ Ruhe.
10 „ $21\frac{1}{2}$ „ 5 P. V. A.
10 „ $22\frac{1}{2}$ „ Ruhe.
10 „ $24\frac{1}{2}$ „ 6 P. V. A.
10 „ $25\frac{1}{2}$ „ Ruhe.
10 „ 26 „ Oeffnung des Stromes.
bis 10 „ 38 „ Ruhe.
10 „ 38 „ Schliessung des Stromes. 20 P. V. A., dann Ruhe.
bis 10 „ 42 „ 19 P. V. A.
Oeffnung 10 „ 44 „ Ruhe.

12) Herz ohne Sinus.

3 Daniell. Absteigender Strom.

10 Uhr 25 Min. Schluss der Kette.
10 „ 27 „ 7 Pulse in 1 Min. A. V.
10 „ 30 „ 5 „ „ „ „ „ „
10 „ 34 „ 8 „ „ „ „ „ „
10 „ 36 „ 2 „ „ „ „ „ „
bis 10 „ 42 „ 1 „ „ „ „ „ „
Oeffnung der Kette.

13) Herz ohne Sinus.

3 Daniell. Absteigender Strom.

11 Uhr 15 Min. Schluss der Kette.
11 „ 16 „ 14 P. in 1 Min. A. V.
11 „ 18 „ 8 „ „ „ „ „ „
11 „ 21 „ 7 „ „ „ „ „ „
11 „ 24 1/2 „ Ruhe bis
11 „ 28 „ 1 P. A. V.
11 „ 29 1/2 „ 1 „ „ „
11 „ 30 „ 1 „ „ „
11 „ 31 „ 1 „ „ „
bis 11 „ 35 „ 2 „ in 1 Min. A. V.
Oeffnung der Kette.

14) Herz ohne Sinus.

3 Daniell. Aufsteigender Strom.

Schluss 10 Uhr 12 Min. 50 P. V. A.
bis 10 „ 18 „ Ruhe.
„ 10 „ 20 1/2 „ 13 P. V. A.
„ 10 „ 22 „ Ruhe.
„ 10 „ 24 1/3 „ 1 P. V. A.
10 „ 25 „ 8 P. in 1 Min. V. A.
10 „ 26 „ Ruhe.
bis 10 „ 28 „ 1 P. V. A
10 „ 29 „ 3 P. V. A. dann Ruhe.
bis 10 „ 33 „ 1—2 P. V. A. in 1 Min.
„ 10 „ 37 „ Oeffnung der Kette;
es folgen einige spontane Pulsationen.

*

Im Gegensatz zu den wechselnden Erfolgen, welche die Versuche am ungetheilten spontan pulsirenden Herzen ergaben, erhalten wir nun in den zuletzt angeführten Versuchen ein ganz constantes Resultat. Das vom Holvenensinus abgetrennte Herz, welches vor Reizen geschützt bis zu seinem Absterben in Ruhe verharrt, wird durch den Einfluss des constanten electrischen Stromes zu neuer und zwar rhythmischer Thätigkeit erweckt. Sobald der constante Strom von genügender Stärke dasselbe durchfliesst, beginnt es regelmässige Pulsationen zu machen, die eine Zeit lang anhalten und, wie wir gleich betrachten werden, in eigenthümlicher Weise zur Erscheinung kommen.

Es ist zunächst am meisten in die Augen fallend, dass der Rhythmus der Pulsation mit der Richtung des Stromes in einer gesetzmässigen Beziehung steht. Wir beobachteten, wenn der Strom vom Atrium zum Ventrikel ging (absteigender Strom), dass erst das Atrium, dann der Ventrikel sich contrahirte, und dass bei umgekehrter Stromesrichtung (aufsteigender Strom) der Ventrikel dem Atrium in der Pulsation voranging. Im Allgemeinen können wir daher sagen: „Die Pulsationswelle verläuft in der Richtung des Stromes, sie schreitet vom positiven zum negativen Pol vor."

Dieser Rhythmus ist bei nicht zu starken Strömen, so lange sie keine stürmischen Pulsationen erzeugen, sehr ausgeprägt und bei direkter Beobachtung deutlich wahrzunehmen. Noch anschaulicher und zur Demonstration geeigneter wird das Experiment, wenn man durch eine leichte Hebelvorrichtung die Contraktionen des Herzens dem Auge vergrössert. Man bringt zu diesem Ende neben das Herz auf die Glasplatte zwei Tröpfchen Wachskitt, dann steckt man zwei feine circa ½' lange Glasfäden mit einem Ende in den Kitt so ein, dass sie lose und beweglich haften und legt den einen über den Ventrikel, den andern über die Atrien. Die freien Enden der Hebel, an denen man zur Unterscheidung ein Λ und ein V aus Papier befestigen kann, zeigen nun durch ihre Excursion sehr deutlich den Rhythmus der Pulsation. Damit die Glasfäden nicht zur Seite gleiten, muss man zu beiden Seiten derselben in einiger Entfernung vom Herzen zwei senkrecht in einen Kork eingesteckte Stahlnadeln anbringen, welche den Glasfäden zur Führung dienen.

Dieses Faktum nun, dass das vom Sin. venos. getrennte Herz in so eigenthümlicher Weise auf den constanten Strom reagirt, wird Jedem einigermassen unerwartet erscheinen. Denn wenn man nach der Ansicht von Heidenhain den constanten Strom als einen dauern-

den Reiz für das Herz betrachtet ähnlich der tetanisirenden Wirkung constanter Ströme, so würde man nach allen Erfahrungen eher das Umgekehrte vermuthet haben, weil bei Einwirkung constanter Ströme die Reizung stets am negativen Pole in dem Gebiet des Katelectrotonus stattfindet. In diesem Falle dagegen geht die Erregung offenbar vom positiven Pole aus. Wir müssen indess die Diskussion über diesen Punkt noch verschieben, bis wir die vorliegende Erscheinung noch näher analysirt haben. Nur soviel können wir als sicher betrachten, dass der constante Strom auf das Herz nicht wie ein ein facher Reiz einwirkt, und wir können daher erwarten, dass die nähere Untersuchung dieses Gegenstandes uns einige Aufschlüsse über die Innervation des Herzens bieten würde.

Beim Schliessen der Kette beobachtet man nun ferner am Herzen eine eigenthümliche Erscheinung, welche dem gesetzmässigen Rhythmus vorangeht. Es tritt nämlich dieser Rhythmus nicht gleich ein, sondern es findet im Moment des Schlusses eine gleichzeitige Contraction des ganzen Herzens statt, der bei stärkeren Strömen auch oft noch ein paar Contraktionen derselben Art folgen. Danach steht das Herz gewöhnlich einige Secunden still, gleichsam als ob es sich besinnen müsste, und dann erst fängt es an in demjenigen Rhythmus zu pulsiren, welcher der jedesmaligen Richtung des Stromes entspricht.

Die Deutung dieses Verhaltens scheint sehr einfach. Beim Schluss der Kette wirkt der momentane Schliessungsreiz zugleich auf das ganze Herz ein und wir sehen daher eine allgemeine gleichzeitige Contraktion aller Herztheile eintreten. Wenn der Strom stark ist, so wiederholt sich diese ein paar Mal, woraus hervorgeht, dass es sich auch hier nicht blos um eine Wirkung auf die Muskelsubstanz, sondern wesentlich um eine Einwirkung auf nervöse Theile handelt. Sobald aber dieser Schliessungsreiz vorübergegangen ist, beginnt nun der constante Strom in der beschriebenen eigenthümlichen Weise zu wirken.

Beim Oeffnen des Stromes bemerkt man nicht immer dieselbe Erscheinung. Zuweilen tritt keine besondere Wirkung dabei ein, sehr häufig bemerkt man aber auch hier eine gleichzeitige Contraktion aller Herztheile.

Noch einen andern bemerkenswerthen Umstand, der von Wichtigkeit zu sein scheint, müssen wir berücksichtigen. Es zeigen nämlich die angeführten Versuche, dass meistens einige Zeit nach dem Schluss der Kette die Pulsationen aufhören, um dann nach einiger

Zeit der Ruhe wieder anzuheben. Dieser Wechsel zwischen Thätigkeit und Ruhe wiederholt sich häufig mehrere Male, während der Strom geschlossen bleibt, wie in Versuch 11, 13, 14. In andern Versuchen treten keine vollkommenen Ruhepausen ein, wohl aber ein deutlich abwechselndes Fallen und Wachsen der Pulsfrequenz, so in Versuch 9, 12. Diese eigenthümliche periodische Thätigkeit des Herzens unter den gegebenen Bedingungen kann, wie wir bereits jetzt schon bemerken wollen, nicht darauf beruhen, dsss der Herzmuskel ermüdet und der Erholung bedarf. Denn während dieser Ruhe gelingt es von jedem Punkte des Herzens durch mechanischen Reiz eine Pulsation hervorzurufen. Ausserdem wissen wir ja, dass das Herz mit erhaltenem Sinus venos. sehr viel länger und ganz spontan fortpulsirt ohne so schnell folgende Intermissionen von Ruhepausen zu zeigen.

Wir haben also die Ursache dieser Erscheinung anderweitig zu suchen, müssen aber auch hierüber die Diskussion noch bis auf Weiteres aufschieben.

§. 4. Weitere Beobachtungen über die Wirkung des Stromes auf das Herz.

Bevor wir nun weiter gehen, sind wir verpflichtet einen genügenden Beweis dafür zu liefern, dass die nach Schluss der Kette eintretenden, längere oder kürzere Zeit dauernden Pulsationen nicht eine Folge des vorangegangenen Schliessungsreizes sind sondern nur aus der Einwirkung des constanten Stromes entspringen. Die Beobachtung von Stannius nämlich, dass nach einer Ligatur an der Atrioventricular-Grenze wieder rhythmische, längere Zeit dauernde Pulse des einen oder beider Theile des Herzens eintreten, ergiebt, dass durch gewisse Reize dauernde Pulsationen eingeleitet werden können. Noch deutlicher geht dies aus einem Versuche von H Munk*) hervor, welcher beobachtete, dass das vom Sin. abgetrennte Herz mehrere rhythmische Pulsationen macht, wenn man es in der Nähe der Atrioventricular-Ganglien links vom Ursprung des bulb. aort. mit einer Nadel sticht. Dies ist im Wesentlichen die verbesserte und reinere Form des Stannius'schen Versuches. Der Munk'sche Versuch beweist, dass bei der Unterbindung zwischen Vorhöfen und Kammer die Atrioventricular-Ganglien direkt gereizt werden, In beiden Versuchen treten dann auf kurze Zeit eine Reihe von Pulsationen ein,

*) Mitgetheilt auf der Naturforscherversammlung zu Speyer.

die denselben Charakter haben; nur ist die Ligatur ein stärker wirkender Reiz. Ferner sieht man beim Munk'schen Versuch Vorhöfe und Kammer immer gleichzeitig sich contrahiren, beim Stannius'schen dagegen pulsiren sie unabhängig von einander, aus dem einfachen Grunde weil die Ligatur jede Nervenverbindung beider Theile aufgehoben hat. Es kann aber kaum bezweifelt werden, dass in beiden Fällen die Erregung von den gereizten Atrioventicular-Ganglien ausgeht.

Nach dem eben Angeführten könnte man daher der Meinung sein, dass in unseren Versuchen die durch den Schluss der Kette herbeigeführte Reizung der Atrio-ventricular-Ganglien eine Reihe von Pulsationen hervorrufe, und dass man die beobachteten Pulsationen nur als solche zu betrachten habe. Dagegen spricht nun allerdings zunächst der Umstand, dass die andauernden Pulsationen einem geordneten Rhythmus folgen, während nur die erste oder die ersten gleichzeitig in allen Herztheilen eintretenden Contraktionen sich als unmittelbare Folge des Schliessungsreizes sofort manifestiren. Es spricht ferner dagegen die Thatsache, dass die Pulsationen nach Oeffnung der Kette sofort aufhören, auch wenn man schnell hintereinander schliesst und öffnet. Man musste also in diesem Falle annehmen, dass der Schliessungsreiz durch die Oeffnung wieder vernichtet werde.

Das einfachste Mittel, einen sichern Beweis dafür zu finden, dass der Schliessungsreiz nicht die Ursache der dauernden Pulsationen des Herzens in unsern Versuchen ist, besteht darin den Strom von seinem niedrigsten Werthe an allmählig in das Herz einzuschleichen. Hierzu bediente ich mich eines Sauerwald'schen Rheochordes nach du Bois-Reymond, welches in den primären Kreis eingeschaltet war. Im secundären Kreise befand sich ebenso wie in den vorhergehenden Versuchen das Präparat zwischen den unpolarisirbaren Electroden. Indem der Schlitten des Rheochordes langsam aus seiner Nullstellung entfernt wurde, wuchs der Strom demgemäss im Präparate.

Folgende Beispiele aus den in diesem Sinne angestellten Versuchen werden zur Feststellung des Resultates genügen.

15) Herz ohne Sinus.

4 Daniell. Rheochord.

Absteigender Strom.

Stand des Rheoch.	Pulse.
0	0

Der Schlitten des Rheoch. wird langsam vorgeschoben.

bei 110 mm.	1ste Pulsation.
„ 196 „	2te „
„ 255 „	3te „
„ 314 „	4te „
„ 788 „	2 Pulse in 1 Min.

5 Daniell.

Absteig.-Strom.		Aufsteig.-Strom.	
Rheoch.	Pulse.	Rheoch.	Pulse.
von 0 ab		von 0 ab	
180	1ste Puls.	330	1ste Puls.
1000	6 Pulse in 1 Min.	1000	6 Pulse in 1 Min.

Wo die erste Pulsation entsteht, bringt schnelles Hin- und Herschieben am Rheochord keine neue Pulsation hervor.

16) Herz ohne Sinus. 5 Daniell.

Absteig.-Strom.		Aufsteig.-Strom.	
Rheoch.	Pulse.	Rheoch.	Pulse.
von 0 ab		von 0 ab	
118 mm.	1ste Puls. A. V.	170	1ste Puls. A. V.
207 „	dauernde P. A. V.	340	V. A.
800 „	9 P. in 1 Min. A. V.	800	5 P. in 1 Min. V. A.

Aufsteig.-Strom.

Rheoch.	Pulse.
von 0 ab	
108 mm.	1ste P. A. V.
184 „	2te P. A. V.
268 „	3te P. V. A.
bis 1000 „	immer V. A.

Schliessung des Stromes bei 575 mm. ruft eine gleichzeitige Pulsation hervor.

17) Herz ohne Sinus. 5 Daniell.

Absteig.-Strom.		Aufsteig.-Strom.	
Rheoch.	Pulse.	Rheoch.	Pulse.
von 0 ab			
bei 500	dauernde P. A. V.	bei 500	dauernde P. V. A.
	Pulse in 30″		Pulse in 30″
Schliessung bei *) I. 750.	10 die 1. gleichzeitig.	Schliessung bei I. 750.	7 die ersten gl., dann V. A.
von 0 ab	Pulse.	von 0 ab	Pulse.
bei 690	2 P. A. V.	bei 60	1 P. A. V.
815	5 P. in 30″ A. V.	163	1 P. gl.
		263	1 P. V. A.
		500	4 P. in 30″ V. A.

Herz an den Atrioventricular-Ganglien mit der Nadel gereizt macht anhaltende gleichzeitige Pulsationen. Der absteigende Strom ändert diesen Rhythmus in A. V., der aufsteigende in V. A. Nach der Oeffnung sind die Pulse wieder gleichzeitig.

18) Herz ohne Sinus. 5 Daniell.

Absteig.-Strom.		Aufsteig.-Strom.	
Rheoch.	Pulse.	Rheoch.	Pulse.
von 0 ab			
485	1 P. A. V.	850	1 P. gl.
700	1 P. A. V.	I 460	„ „ „
825	1 P. A. V.	I 750	1 P. V. A.
I.	1 P. A. V.	II.	2 P. V. A.
Schliessung		Schliessung	
bei I.	7 P. A. V.	bei II.	4 P. V. A.
I. 160	1 P. A. V.	III.	1 P. V. A.
I. 235	1 P. A. V.		
II.	5 P. A. V. sehr langsam		
Schliessung bei V.	1 P. gl. dann 10 P. in 30″ A. V.	Schliessung. bei V.	1 P. gl., dann 7½ P. in 30″ V. A.

*) I. = 1 Rheochordlänge = 1000.

19) Herz ohne Sinus. 8 kleine Grove.

Absteig-Strom.		Aufsteig-Strom.	
Rheoch. von 0 ab	Pulse.	Rheoch.	Pulse.
120	1 A. V.	273	1 ?
220	1 A. V.	365	1 V. A.
322	1 A. V.	420	1 V. A.
430	2 A. V.	475	1 V. A.
465	3 A. V. in 1 Min.		mehrere P. beim Schieben.
1000	12 A. V. in 1 Min.	1000	15 V. A. in 1 Min.
Schliessung bei II.	14 P. gl., dann 11 P. A. V. in 30″	Schliessung bei II.	25 P. in 1 Min. V. A.
8 Grove ohne Rh.	26 P. in 30″	8 Grove.	27 P. in 30″ mit einigen längeren Pausen.

Absteig-Strom.

Rheochord.	Pulse.
Schliessung von 8 Grove 12 h. 8′	sehr schnelle Pulse mit Pausen von 3—4″.
bleibt geschlossen.	Rhythmus erscheint gleichzeitig.
12 h. 15′	11 P. in 10″
12 „ 15′	Stillstand.

In diesen Versuchen markirt sich nun die Wirkung der Schliessung oder Oeffnung des Stromes auf das Herz sehr deutlich von der Wirkung des constanten Stromes auf dasselbe. Wird der Strom langsam von seinem Nullwerthe in das Präparat eingeschlichen, so erscheint bei einer gewissen Stromstärke die erste Pulsation. Diese besteht aber niemals in einer gleichzeitigen Contraction aller Herztheile, wie es bei Schliessung eines Stromes der Fall ist, sondern sie besitzt vielmehr den Character einer rhythmischen Zusammenziehung, indem entweder der Ventrikel oder das Atrium vorangeht. Wenn man bei dieser Stromstärke angelangt ist und man den Schlitten des Rheochords an dieser Stelle schnell hin und herschiebt, so entsteht da-

durch keine neue Pulsation, zum Beweise, dass die erste Pulsation nicht die Folge einer Stromesschwankung war.

Sobald die erste Pulsation eingetreten ist, bleibt das Herz bei derselben Stellung des Schlittens in Ruhe, weil diese Stromstärke nicht im Stande ist, dauernde Pulsation zu erzeugen. Bei Verstärkung des Stromes gelangt man zu einem Punkte, bei welchem dauernde Pulsationen eintreten, und je stärker der Strom ist, desto länger halten die Pulsationen an. Was den Rhythmus derselben anbetrifft, so richtet sich dieser wie in den vorhergehenden Versuchen ganz nach der Richtung des Stromes, indem die Contraction immer an der positiven Electrode beginnt. Nur bei sehr schwachem aufsteigenden Strome kann man von dieser Regel eine Ausnahme wahrnehmen. So erschien in Versuch 17 bei Rheoch. 60 ein Puls im Rhythmus A V, der zweite bei Rheoch. 163 war gleichzeitig, und erst bei weiterer Verstärkung des Stromes traten die Pulse im Rhythmus V A ein. Ebenso sehen wir in Versuch 18 die ersten beiden Pulse bei aufsteigendem Strome als gleichzeitige erscheinen. Die Ursache dieser Abweichung kann wohl nur darin liegen, dass das Atrium eine höhere Erregbarkeit besitzt als der Ventrikel, und dass die Pulsation leichter in der Richtung A V ausgelöst wird. Bevor daher der constante Strom eine solche Stärke erlangt hat, dass er den seiner Richtung entprechenden Rhythmus zu erzeugen im Stande ist, wird auch bei aufsteigendem Strome leichter eine Pulsation A V oder eine gleichzeitige Contraction entstehen.

§ 5. Betrachtung der Ergebnisse.

Es scheint nun an der Zeit einige Voraussetzungen über die Ursache der aus den bisherigen Versuchen hervorgegangenen Erscheinungen zu machen, um dadurch der Theorie derselben etwas näher zu rücken. Wir haben in dem ausgeschnittenen Froschherzen besonders zwei Organelemente in Bezug auf die vorliegende Frage zu berücksichtigen, die musculösen Elemente und die nervösen. Letztere müssen wir noch im Nervencentren und in Nervenfasern eintheilen, da beide in ihrem Verhalten gegen Erregungsmittel wesentliche Unterschiede zu zeigen scheinen.

Zunächst müssen wir auf die Vertheilung der intracardialen Nerven unsre Aufmerksamkeit lenken, da wir durch Pflüger wissen, dass Nervenfasern durch constante Ströme von gewisser Stärke erregt werden können. Der Verlauf von Nervenfasern im Froschher-

zen ist zuerst von Bidder am ausführlichsten beschrieben worden. Die Vagusfasern treten zwischen den beiden Lungenvenen in das Herz ein, und bilden im Septum einen ganglïösen Plexus. Von hier gehen zwei Scheidewandnerven, von Ganglien durchsetzt, zu den Atrioventricularganglien. Von diesen Ganglien gehen wiederum Nervenfasern in den Ventrikel hinein, deren Lauf aber nicht weit verfolgt ist. Im Allgemeinen geht also der Verlauf der Nervenfasern im Herzen von der Basis zur Herzspitze.

Der Einfluss des constanten Stromes auf diese Fasern, kann nach den bisher bekannten Erfahrungen nur in der Weise stattfinden, wie dies an motorischen Nerven quergestreifter Muskeln der Fall ist. Hiernach würden wir erwarten, dass wenn der constante Strom erregende Wirkungen ausübt, diese am negativen Pol auftreten. Nun sehen wir zwar bei jeder Stromesrichtung am Herzen Contraktionen entstehen die sich über das ganze Herz ausdehnen aber sie gehen niemals vom negativen sondern umgekehrt vom positiven Pol aus.

Dies stimmt also nicht mit unsern bisherigen Anschauungen über den Einfluss constanter Ströme auf Nervenfasern und wir müssen daher noch nach andern Momenten suchen, welche hier vorherrschen. Vorher haben wir indess noch eine andere Möglichkeit zu berücksichtigen. Nimmt man nämlich nach der Ansicht von Heidenhain an, dass bei der Abtrennung des Sinus der Stillstand durch Erregung von Hemmungsapparaten bewirkt wird, so könnte man geneigt sein, die Wirkung des constanten Stromes mit dieser Hemmung in Zusammenhang zu bringen. Durch seine electrotonische Wirkung würde der constante Strom, wenn er vom Atrium zum Ventrikel fliesst, an der Schnittfläche des Atrium die hemmende Erregung aufheben indem er daselbst den Zustand des Anelectrotonus erzeugte, und daher würden die Pulsationen wieder erscheinen. Dagegen lassen sich mit dieser Anschauung die bei aufsteigendem Strome erhaltenen Resultate nicht vereinen. Denn bei dieser Richtung gerathen die hemmenden Apparate am freien Ende des Atrium in die Phase des Katelectrotonus, und dennoch treten dabei ebenfalls Pulsationen auf.

Wir haben ferner zu berücksichtigen, ob nicht die beobachteten Erscheinungen durch eine Einwirkung des constanten Stromes auf die Muskelfasern des Herzens zu erklären sei. Nach Versuchen von Wundt wirkt der constante Strom auf Muskeln mit quergestreiften Fasern schwach erregend, und man beobachtet auch an curarisirten Muskeln bei Durchleitung des constanten Stromes in be-

liebiger Richtung einen schwache dauernde Contraction. Ausserdem hat Engelmann neuerdings gefunden, dass der constante Strom in glatten Muskelfasern, namentlich im Ureter, periodische Contraktionen erzeugt, welche den Charakter von peristaltischen Bewegungen an sich tragen und vom negativen Pol des zugeführten Stromes ausgehen. Diese Contraktionen sollen ohne Betheiligung nervöser Elemente zu Stande kommen, da Engelmann in einzelnen Abschnitten des Ureter keine mit den Muskelfasern in Verbindung stehenden Elemente der Art hat nachweisen können. Da nun das Herz beide Gattungen von Muskelfasern enthält, in der Atrien glatte und im Ventrikel quergestreifte, so muss man zunächst an eine direkte Reizung dieser Muskelfasern durch den Strom denken.

Beide Möglichkeiten geben aber keine Erklärung für die beobachteten Erscheinungen. Die Reizung der quergestreiften Fasern durch den Strom könnte wohl eine schwache dauernde Contraktion im Ventrikel erzeugen, aber die rhythmische Pulsation des Herzens kann durch sie allein unmöglich hervorgerufen werden. Dagegen haben die von Engelmann beobachteten peristaltischen Contraktionen am Ureter, die durch den constanten Strom entstehen, mit den durch dieselbe Ursache erzeugten Pulsationen des Herzens mehr Aehnlichkeit, so dass es nahe liegt, wenigstens eine Einwirkung des Stromes auf die glatten Muskelfasern anzunehmen. Aber es fällt sofort auf, dass die Richtung, in der sich die Contraktionswelle fortpflanzt, in unsern Versuchen die entgegengesetzte ist als die am Ureter beobachtete, indem hier die Welle vom negativen zum positiven Pol, dort vom positiven zum negativen Pol abläuft.

Hieraus scheint mir nunmehr hervorzugehen, dass eine Erklärung der von uns beobachteten Thatsachen ohne Berücksichtigung der im Herzen befindlichen Nervencentren nicht gelingen wird. Dass diese Nervencentren im Stande sind rhythmische Pulsationen hervorzurufen, geht aus dem Stannius'schen und dem Munk'schen Versuche hervor. Wir wollen daher versuchen, ob wir unter gewissen Voraussetzungen über die Eigenschaft dieser Centren zu einem annehmbaren Resultate gelangen.

§. 7. Theorie der beobachteten Pulsationen.

Als die wesentlichsten motorischen Centren, von welchen nach Abtrennung des venösen Sinus im Herzen motorische Erregungen ausgehen, haben wir die Atrio ventricular-Ganglien anzusehen. Denn

durch Reizung irgend eines Punktes oder Querschnittes der Atrien oder des Ventrikels entsteht immer nur eine einzige Pulsation; sobald aber der Reiz die Atrioventricular-Grenze trifft, was beim Stannius'schen oder Munk'schen Versuche geschieht, wird eine grössere Zahl von Pulsationen angeregt. In dem letzteren Falle wird somit eine grössere Summe in den Centren angehäufter Spannkraft frei gemacht, welche durch den Reiz ausgelöst als Erregung zur Erscheinung kommt. Man könnte daher annehmen, dass der constante Strom in ähnlicher Weise auf diese Nervencentren als Reiz einwirkt, indem er die Atrioventricularganglien erregt Aber wir finden erstens, dass die vom Strom erzeugten Pulsationen sofort nach der Oeffnung des Stromes aufhören, während bei der mechanischen Reizung dieser Ganglien die Pulsationen nach stattgehabtem Reize längere Zeit andauern, und zweitens, dass die Pulsationen ersterer Art immer einen von der Stromesrichtung abhängigen Rhythmus besitzen, während die letzterer Art aus gleichzeitigen Contraktionen der Vorhöfe und des Ventrikels bestehen. Nun kann man aber auch durch den constanten Strom gleichzeitige Contraktionen in beiden Herzabschnitten erzeugen, wenn man den Strom quer durch das Herz leitet, indem man die Electroden an die beiden Längsseiten des Herzens anlegt. Die hierbei eintretenden Pulsationen dauern ebenfalls so lange als der Strom geschlossen ist und hören nach der Oeffnung desselben sofort auf. Dies beweist auf das deutlichste, dass sobald der Strom parallel der Längsachse des Herzens strömt, die, hierbei auftretenden rhythmischen Pulsationen nur durch eine Wirkung der Stromesrichtung erklärt werden können.

Nach der Ansicht von Bezold's existiren in den Atrien des Froschherzens erregende und hemmende Kräfte. Diese Kräfte sind über die einzelnen Abschnitte des Herzens in verschiedenem Maasse vertheilt. In dem venösen Sinus befinden sich wesentlich erregende Kräfte, da von hier die spontane Pulsation des Herzens ihren Ausgang nimmt. Trennt man aber den venösen Sinus ab, so bleiben in den übrigen Theilen der Atrien und des Ventrikels erregende und hemmende Kräfte zurück, die sich entweder das Gleichgewicht halten oder von denen die letzteren die ersteren überwiegen, so dass Stillstand der Pulsationen eintritt.

Durch eine Modification dieser Anschauung gelangen wir nun, wie mir scheint, zu einer befriedigenden Erklärung der von uns beobachteten Erscheinungen. Da die Atrioventricular-Ganglien die

Eigenschaft haben, durch Reizung periodische Pulsationen einzuleiten, so verlegen wir zunächst die erregenden und hemmenden Kräfte der Hauptmasse nach in diese Ganglien, und nehmen an, dass sie es hauptsächlich sind, welche die durch den Strom erzeugten Pulsationen zu Stande bringen. Wir können uns aber eine bestimmtere Vorstellung von dem Verhältniss der erregenden und hemmenden Kräfte machen, indem wir diejenige Anschaung, welche für alle rhythmisch wirkenden Centren, namentlich zuerst für das Athemcentrum von J. Rosenthal geltend gemacht worden ist, zu Grunde legen. Nach dieser Ansicht häuft sich in den Centren fortwährend eine gewisse Quantität erregender Kraft als Spannkraft an, indem sie durch den Wiederstand einer hemmenden Kraft zurückgehalten wird. Hat aber die Spannkraft eine gewisse Höhe erreicht, so durchbricht sie den Wiederstand und die freigewordene Menge von Spannkraft tritt in die Nervenfaser als Erregung ein. Nun verschliesst die hemmende Kraft der in dem Centrum befindlichen erregenden Kraft den Weg, bis letztere wiederum so weit gewachsen ist, dass sie den Widerstand überwindet. Auf diese Weise entsteht ein rhythmisches Freiwerden von Spannkraft, die als lebendige Kraft der Erregung rhythmische Thätigkeit auslöst.

Auf die im Herzen befindlichen spontan rhythmisch thätigen Centren kann diese Anschauung ohne weiteres übertragen werden. Die im venösen Sinus gelegenen Centren erzeugen auf die angegebene Weise in sich eine rhythmische Erregung, welche die Ursache der spontanen Herzbewegung ist. Die Atrioventricular-Ganglien dagegen besitzen eine solche Eigenschaft nicht, da sie spontan nicht in Thätigkeit gerathen. Aber da sie durch einen zugeführten Reiz zu kurzdauernder rhythmischer Thätigkeit angeregt werden können, so muss man annehmen, dass auch in ihnen Spannkräfte angehäuft sind, welche durch einen einzelnen Reiz ausgelöst werden können. In ruhendem, ungereiztem Zustande kommen dagegen die in ihnen befindlichen Spannkräfte nicht zur Wirkung, und diess lässt sich nur daraus erklären, dass denselben eine hemmende Kraft entgegenwirkt, welche grösser als diese oder mindestens ihnen gleich ist.

Wir gelangen somit folgerichtig zu der Ansicht, dass die Atrioventricular-Ganglien der Sitz zweier entgegenwirkender Kräfte sind, einer erregenden Kraft und einer hemmenden Kraft und wir haben hiermit die Bezold'sche Hypothese nur dahin modificirt, dass wir die nach derselben auf verschiedene Centren vertheilten Kräfte in ein

und dasselbe Centrum verlegen. Ja, wir können sogar noch einen Schritt weiter gehen, indem wir annehmen, dass in jedem Elemente des Centrums, also in jeder Ganglienzelle jene beiden Kräfte vorhanden seien und sich einander entgegenwirken. Die erregende Kraft hat das Bestreben von der Ganglienzelle auf die daraus entspringende Nervenfaser überzutreten, die hemmende Kraft aber versperrt ihr den Weg und hält sie in der Ganglienzelle zurück.

In den spontan thätigen Ganglienzellen wächst die erregende Kraft zu einer solchen Höhe, dass sie die Hemmung periodisch durchbricht; in den nicht spontan thätigen Zellen der Atrioventricular-Ganglien findet dagegen eine solche Ansammlung von Spannkraft bis zu dieser Höhe nicht statt, indem beide Kräfte sich entweder das Gleichgewicht halten oder indem die erregende Kraft nicht bis zu der Höhe wächst, welche die hemmende Kraft besitzt. In dieser Eigenschaft liegt der wesentliche Unterschied zwischen spontan thätigen und nicht spontan thätigen Centren, oder, wie man sich bezeichnender ausdrücken kann, zwischen automatischen und reflectorischen Centren. Zu den ersteren gehören die Centren des venösen Sinus zu den letzteren die Centren in den Atrien und dem Ventrikel, insbesondere die Atrioventricular-Ganglien.

Diese Ganglien liegen nun an der Grenze von Vorhof und Kammer, so dass eine Erregung, welche von ihnen ausgeht, um zu den Muskelfasern der einzelnen Herztheile zu gelangen, in der Kammer die Richtung zur Herzspitze, in den Vorhöfen die Richtung zur Basis einschlagen muss. In dieser Richtung werden auch im Ganzen diejenigen motorischen Nervenfasern verlaufen, welche von diesen Ganglien zum Herzmuskel gehen. Die Fasern für den Ventrikel haben also im Allgemeinen nach unserer früheren Bezeichnung einen absteigenden, die Fasern für die Vorhöfe einen aufsteigenden Verlauf, ein Verhalten, welches bei der Einwirkung des Stromes nicht ohne Bedeutung sein kann.

Betrachten wir die Ursprungsstelle einer Faser aus der Ganglienzelle bei der Durchleitung des Stromes in der einen oder andern Richtung durch das Herz als denjenigen Punkt, an welchem der Strom in die Faser entweder ein- oder aus derselben heraustritt, so wird der Ursprung der Faser durch den constanten Strom in verschiedener Weise beeinflusst werden können. Der absteigende Strom wird den Ursprung der Vorhofsfasern in den Zustand des Katelectro-

tonus, den der Kammerfasern in den Zustand des Anelectrotonus versetzen, der aufsteigende Strom dagegen erzeugt in den Ursprüngen der Kammerfasern Anelectrotonus in denen der Vorhofsfasern Katelectrotonus.

Hätten wir es hier nur mit Nervenfasern zu thun, so würde die Einwirkung des constanten Stromes unter gewöhnlichen Bedingungen keine Erregungserscheinungen zur Folge haben, aber es handelt sich hier um die Uebergangsstelle einer motorischen Nervenfaser in eine Ganglienzelle und um den Zustand, in welchen diese Stelle durch den Strom geräth, und da wir nicht annehmen können, dass bei diesem Uebergange ein plötzliches Abbrechen der der Faser eigenthümlichen Eigenschaften stattfindet, sondern dass zwischen den beiden nervösen Elementen Zwischenglieder existiren, so werden wir auch begreifen, dass die electrotonische Wirkung des Stromes sich bis zu einer gewissen Grenze auf diese Zwischenglieder erstrecken muss.

In der Ganglienzelle selbst liegt die Quelle einer erregenden Kraft, welche das Bestreben hat, auf die austretende Nervenfaser überzugehen, aber durch einen Widerstand davon zurückgehalten wird. Der Uebergang der Erregung von der Zelle auf die Faser ist gleichsam wie durch eine Schleuse gesperrt und erst wenn eine von Aussen hinzu kommende Kraft die Schleuse aufzieht, wird ein Theil der angehäuften Erregung frei. Wir können daher die der Erregung entgegengerichtete hemmende Kraft in die Zwischenapparate zwischen Zelle und Nervenfaser örtlich verlegen.

Wir bleiben nun in vollkommener Uebereinstimmung mit der Theorie des Electrotonus, wenn wir sagen: „Durch den Katelectrotonus wird in den Centren die hemmende Kraft geschwächt, durch den Anelectrotonus wird die hemmende Kraft verstärkt.“

Wenn der Strom absteigend von den Vorhöfen zum Ventrikel gerichtet ist, so gerathen die Ursprünge der Vorhofsnerven in den Zustand des Katelectrotonus. Es wird daselbst die hemmende Kraft geschwächt und die in den Centren angehäufte Spannkraft kann nun frei werden. So entsteht eine Contraktion der Vorhöfe und hieran schliesst sich auf dem Wege der Leitung ohne Betheiligung der Atrioventricular-Ganglien eine Contraktion des Ventrikels, wie dies bei der Reizung eines beliebigen Punktes des Herzens ebenfalls geschieht. Nun sammelt sich wieder neue Spannkraft in dem Centrum an und da die hemmende Kraft dauernd vermindert ist, so kommt wiederum ein Punkt, bei welchem die Erregung den Widerstand

durchbricht, und nun wiederholt sich dieser Vorgang in der Weise periodisch und rhythmisch, wie wir es beobachtet haben, indem die Atrien dem Ventrikel in der Contraktion vorangehen. So wird durch den Strom ein reflectorisches Centrum gleichsam in ein automatisches verwandelt, dadurch dass von den beiden entgegenwirkenden Kräften die hemmende Kraft geschwächt und ein Verhältniss zwischen beiden hergestellt wird, wie es in den automatischen Centren besteht.

Wenn der Strom die aufsteigende Richtung von dem Ventrikel zu den Vorhöfen besitzt, so befinden sich die Ursprünge der Nerven des Ventrikels im Zustande des Katelectrotonus. In Folge dessen gewinnt in den Centren, wo diese Nerven entspringen die erregende Kraft das Uebergewicht über die hemmende, und es beginnt die Pulsation im Ventrikel, welchem die Atrien dann nachfolgen.

Bei schwachen Strömen beobachteten wir häufig längere Pausen zwischen den einzelnen Pulsationen, auch einen periodisch wiederkehrenden Stillstand, nachdem mehrere Pulsationen einander gefolgt waren.

Dies erklärt sich aus dem Umstande, dass die hemmende Kraft nur um weniges geschwächt wird. Ist nun eine Menge der erregenden Kraft abgeflossen, so schiebt die hemmende Kraft ihren Riegel wieder vor, und es dauert nun längere Zeit; bis sich soviel Spannkraft wieder angesammelt hat, um den Widerstand überwinden zu können.

Was wir bisher von den Atrioventrikularganglien allein angenommen haben, können wir wohl nicht allein auf diese beschränken. Denn es liegen oberhalb und unterhalb ihres Ortes in der Herzsubstanz viele Ganglienzellen zerstreut, denen wir ähnliche Eigenschaften zuschreiben müssen. Daher sieht man auch Pulsationen eintreten, wenn man durch ein abgeschnittenes Stück des Ventrikels einen constanten Strom leitet. Wir betrachten daher die Atrioventricular-Ganglien nur als die wichtigsten und wirksamsten Centren, welche durch den Strom in angenommener Weise modificirt werden, und von denen hauptsächlich die durch den Strom erzeugte Pulsation ausgeht.

Schluss.

Wenn wir die Versuchs-Ergebnisse der vorangegangenen Abschnitte und die aus ihnen gewonnenen Schlüsse überblicken, so können wir nicht umhin, das Zugeständniss zu machen, dass bisher nur ein loser Zusammenhang das Wesen der von uns verfolgten Erregungsvorgänge in den irritabeln thierischen Geweben mit einander verbindet. Von der Erregung der Nervenfaser ausgehend haben wir in ihr und in der Muskelfaser diesen Process mit Hülfe der negativen Schwankung zu zergliedern vermocht, und kamen zu dem für beide Organe übereinstimmenden Resultate, dass die Erregung sich in wellenartiger Form, „Reizwelle" genannt, in ihnen fortpflanze, — eine Welle welche in der Nervenfaser eine Länge von 18 mm., eine Dauer von 0,00065', im Mittel besitzt und in einer Secunde 28 Meter zurücklegt, und die in der Muskelfaser bei ungefähr 10 mm. Länge eine Dauer von 0,004" und eine Geschwindigkeit von 3—4 Meter in der Secunde zeigt. Wir haben aber auch auf den Unterschied dieses Vorganges im Muskel und Nerven unser Augenmerk gerichtet. Die Reizwelle im Muskel und Nerven zeigt nicht nur in Bezug auf die absoluten Werthe von Länge, Dauer und Geschwindigkeit Verschiedenheiten, sondern auch in Bezug auf ihr Verhalten bei der Fortpflanzung. Es ist von grosser principieller Bedeutung für den Vorgang der Erregung in beiden Organen, dass die Reizwelle der Nervenfaser auf dem Wege ihrer Fortpflanzung in ihrer Grösse sich nicht wesentlich ändert und somit dieselbe Intensität beibehält, während die Reizwelle in der Muskelfaser mit der Entfernung von der gereizten Stelle aus stetig an Höhe abnimmt. Indem wir die Reizwelle als das Zeichen einer im Innern der Faser stattfindenden molekularen Bewegung betrachteten, haben wir die lebendige Kraft dieser Bewegung der Intensität der Erregung gleichgesetzt. In der Nervenfaser besteht die Erregung nur aus einer molekularen Bewegung, es findet in ihr keine Umwandlung von molekülarer Bewegung in Massenbewegung statt; aus diesem Grunde verliert die Reizwelle derselben, so lange sie sich in ihr bewegt Nichts von ihrer ursprünglichen lebendigen Kraft. In

der Muskelfaser dagegen bleibt die ursprünglich erzeugte molekulare Bewegung der Reizwelle nicht als solche bestehen, es erscheint in ihr Massenbewegung und Wärme, aus der die Arbeit des Muskels zusammengesetzt ist. Die Quelle dieser Arbeit ist die lebendige Kraft der Reizwelle, aus welcher auf noch unbekannte Weise die Muskelfaser die unserm Auge sichtbare Thätigkeit schöpft. Aus diesem Grunde nimmt die Höhe der Reizwelle mit der Fortpflanzung in der Muskelfaser ab, und der Verlust, den die Reizwelle an lebendiger Kraft erleidet, verwandelt sich in diejenige Arbeit, welche die Muskelfaser leistet.

Gemeinsam ist der Nerven- und Muskelfaser das Gesetz der Erregung. Für den Muskel lässt es sich experimentell nachweisen, dass die Intensität der Erregung eine Funktion der Reizwelle ist. Durch Reizung mit schnell aufeinander folgenden Strömen haben wir eine Art Interferenz-Erscheinung aufgefunden, welche die Erregung im Muskel zeigt und die davon abhängt, dass unter diesen Umständen die Reizwellen übereinander fallen. Daraus ging denn hervor, dass die Erregung von der Geschwindigkeit abhängig ist, mit der die Reizwelle ihre Höhe ändert. Denken wir uns die Reizwelle wie einen Wellenberg vorschreitend und betrachten wir einen Punkt, der auf diesem Wellenberg auf- und niedersteigt, so ist die Geschwindigkeit dieses Punktes das Bild der Erregung in jedem Moment des Vorganges. Ist nun dieser Punkt auf der Höhe der Welle angelangt, so ist seine Geschwindigkeit Null und der Versuch ergiebt, dass auch die Erregung für diesen Moment Null ist; die diesem Moment angehörige Differentialerregung haben wir zwar nicht isolirt und rein beobachten können, aber indem wir die Schnelligkeit aufeinanderfolgender Reize soweit steigerten, dass mehrere in die Dauer einer Reizwelle fielen, gelang es uns, im Muskel annähernd einen Zustand herzustellen, welchem dem Maximum der Reizwelle allein entspricht. In diesem Zustande befindet sich der Muskelstrom in jedem Element der Faser nahezu constant im Maximum der negativen Schwankung. Die Stärke des Stromes in jedem Element macht dann nur sehr kleine Schwankungen um einen gewissen Werth und je kleiner diese Schwankungen sind, um so mehr nimmt die Intensität der Erregung in der Faser ab. Würden die Reize so schnell aufeinander folgen, dass jedes Element dauernd im Maximum der negativen Schwankung verharrt, so würde in diesem Falle die Erregung wirklich Null sein, es würde in diesem Falle kein Tetanus des Muskels mehr eintreten können.

Daher haben wir denn beobachtet, dass je schneller der erregende Strom unterbrochen wurde, die tetanisirende Wirkung desselben in demselben Maasse abnahm, während der Beginn der Reizung von einer starken Anfangszuckung begleitet war. Diese Erscheinung blieb sich constant, gleichgültig, ob wir zur Reizung Inductionsströme oder Unterbrechungen des constanten Stromes anwendeten und gleichgültig ob die Unterbrechungen durch den beschriebenen akustischen Stromunterbrecher oder durch die Vibrationen einer Zungenpfeife geschahen. Das Auftreten der Anfangszuckung und ihr Erscheinen von demjenigen Reizintervall ab, dessen Dauer mit der der negativen Schwankung zusammenfiel, führte uns dann zu dem aufgestellten Gesetze der Erregung, dem zu Folge die Erregung von der Geschwindigkeit abhängig ist, mit der der Strom eines Elementes der Faser schwankt oder sich ändert.

Wir müssen nunmehr auf die Aehnlichkeit aufmerksam machen, welche zwischen dem Gesetze der Erregung durch den electrischen Strom und dem eben besprochenen Gesetze besteht. Abgesehen von den Veränderungen der Erregbarkeit durch den constanten Strom bleibt nach du Bois-Reymond die Erregung nur von der Geschwindigkeit abhängig, mit der sich die Stromstärke ändert. Sie ist eine Funktion des Differentialquotienten der Stromescurve, eine Funktion, welche mit diesem wächst, sinkt und zugleich Null wird. Ganz ebenso verhält sich die Intensität der Erregung zur Curve der Reizwelle, und wenn wir auch nicht behaupten können, dass wir es hier mit derselben Funktion zu thun haben, so ist doch festgestellt, dass die Intensität der Erregung ebenfalls eine Funktion des Differentialquotienten der Reizwelle ist und dass diese Funktion auch die eben genannten Eigenschaften besitzt.

An diesem Orte müssen wir hinzufügen, dass wir in dem Ganzen unserer Untersuchung eine experimentelle Lücke gelassen haben, indem wir die Annahme machten, dass die Reizwellen sich gegenseitig zum Theil decken, sobald das Intervall zwischen zwei Reizen kleiner ist, als die Dauer einer Reizwelle. Dieser Punkt erfordert noch eine experimentelle Erledigung, zu deren Ausführung folgender Weg eingeschlagen werden müsste. Am Rheotom wird zu dem Drathe *d*, dessen Berührung mit der Spitze den Reiz erzeugt, noch ein zweiter hinzugefügt, so dass die Entfernung beider variirt werden kann. Es folgen nun zwei Reize schnell hintereinander, wenn die vorüberstreifende Spitze beide Dräthe berührt. Die zwei Reizwellen, welche hier-

durch im Muskel erzeugt werden, liegen nahe aneinander und können auch zum Theil übereinanderfallen. Durch den Versuch wird sich nun ermitteln lassen, welches der Verlauf der Schwankungscurve ist, die in diesem Falle entsteht, indem man mit Hülfe des Rheotoms in verschiedenen Momenten nach der Einwirkung beider Reize den Muskelstrom periodisch schliesst.

Auf dem angegebenen Wege sind wir nun zu dem Resultate gelangt, dass der Erregungsvorgang aus einer Molekularbewegung bestehe, bei welcher die Moleküle sich aus ihrer Ruhelage entfernen und wieder in dieselbe zurückkehren. Wenn in einem Element der Faser die negative Schwankung beginnt, so verlassen die Moleküle ihre Gleichgewichtslage, wenn die negative Schwankung bis zum Maximum gestiegen ist, so haben die Moleküle ihre grösste Entfernung vom Ruhepunkte erreicht, um in diesen zurückzukehren, wenn der Strom des Elementes sich wieder hergestellt hat. Ferner haben wir abgeleitet, dass die Erregung Nichts anderes sein kann, als die lebendige Kraft der in Bewegung begriffenen Moleküle der Faser. Folglich ist die Erregung in einem Element von der Geschwindigkeit der Moleküle abhängig, und da diese in dem Moment, in welchem die Moleküle am weitesten aus der Ruhelage entfernt sind, und die negative Schwankung ihr Maximum erreicht hat, die Geschwindigkeit Null haben, so ist auch für diesen Moment die Erregung Null. Die Erregung wächst und fällt mit dem Quadrat der Geschwindigkeit der Moleküle.

Ueber die Art und Weise der Molekular-Bewegung der Erregung innerhalb der eben bezeichneten Grenzen haben wir Nichts bestimmtes ausgesagt. Diese Bewegung kann eine ausserordentlich complicirte sein und bei dem jetzigen Standpunkte unseres Wissens ist es nicht möglich weitere Vermuthungen darüber auszusprechen. Doch müssen wir an diesem Orte eine Theorie erwähnen, welche in letzter Zeit namentlich über den Erregungsvorgang im Muskel aufgestellt worden ist, und es wird nicht Wunder nehmen, wenn wir uns zu dieser Theorie rein negativ verhalten werden.

Von L. Hermann ist es vor einigen Jahren versucht worden, die Entstehung des Muskelstromes und der negativen Schwankung auf sogenannte chemische Processe zurückzuführen, indem er eine Theorie aufbaute, welche der rein electrischen Hypothese von du Bois-Reymond gegenübergestellt wurde. Wie schon dieser letztere Forscher bemerkt hat, ist der daraus entsponnene Streit Nichts anderes als ein Nachhall des in der Electricitätslehre bereits über-

wundenen Kampfes zwischen Contakttheorie und chemischer Theorie; und in der That lässt sich vom einseitigen Standpunkte aus, weder vom chemischen noch vom physikalischen, der richtige und vollständige Ueberblick über das vor uns liegende Gebiet nicht gewinnen. Man muss vielmehr bedenken, dass wir zwischen chemischen und physikalischen Processen nur insofern Unterschiede statuiren, als wir im Stande sind Experimente herzustellen, in welchen entweder nur Veränderung in der Zusammensetzung der Körpes stattfinden ohne anderweitige wesentliche Bewegungserscheinungen derselben oder in denen nur letztere beobachtet werden, ohne dass sich die Zusammensetzung der Körper ändert. Welchen Sinn hat es aber in den complicirten Erscheinungen der Natur und namentlich der organisirten Natur eine Grenze zwischen physikalischen und chemischen Processen ziehen zu wollen? — Ein nahe liegendes Beispiel wird uns zum richtigen Urtheil zu führen.

Wenn wir den Kreis eines Zinkkupferelementes betrachten, so fliesst durch diesen in constantem Strome eine gewisse Menge Electricität. Wir nennen diese Strömung einen physikalischen Vorgang, weil in dem Leitungsdrathe, in welchem der Strom Wirkungen hervorruft und dem er gewisse Eigenschaften ertheilt, keine Aenderung der Zusammensetzung stattfindet. In dem Element aber geht ein chemischer Process vor sich, so lange der Kreis geschlossen ist, indem Zink sich in der Flüssigkeit auflöst. Ist dagegen der Kreis offen, so steht auch der chemische Process in dem Element still. Wer wollte nun darüber streiten, ob wir es hier mit einem physikalischen oder einem chemischen Vorgange zu thun haben? Eines ist ohne das Andere nicht denkbar und die allgemeine Bedingung, unter der der ganze Process möglich wird, ist einzig und allein die gesetzmässige Anordnung der in den Kreis eingeführten Körper. Ohne diese Anordnung würde kein Strom zu Stande kommen und der chemische Process würde entweder gar nicht vorhanden oder ein ganz anderer sein.

Der Vorgang der Erregung bietet uns ähnliche Anhaltspunkte. Wir wissen, dass im Muskel bei der Thätigkeit chemische Processe stattfinden. Die von diesen Processen erzeugte Verbindungswärme ist die Quelle der vom Muskel geleisteten Arbeit, ebenso wie die Verbindungswärme in einem Element der entstehenden Electricität aquivalent ist. Gleichzeitig beobachten wir electromotorische Veränderungen im Muskel und die mechanische Erscheinung der Contraktion.

Wir sind nicht berechtigt, den einen oder den andern Vorgang

im Muskel als die Fundamental-Erscheinung zu betrachten und die andern als secundäre begleitende Phänomene anzusehen. Vielmehr hängen alle Processe im Muskel eben so innig zusammen, wie der chemische und physikalische Vorgang in dem Kreis einer electrischen Batterie. Vor Allem aber gelangen wir zu der Ueberzeugung, dass auch im Muskel alle diese Vorgänge auf einer gesetzmässigen Anordnung kleinster Theilchen beruhen, ohne welche sie nicht zu Stande kommen.

Hermann hat die Annahme gemacht, dass die abgestorbene und geronnene Schicht am angelegten Querschnitt des Muskels durch Contakt gegen die lebende Muskelsubstanz des Längsschnittes electromotorisch wirkt und dadurch den Muskelstrom erzeugt. Diese Ansicht muss jetzt nach den Versuchen von Worm-Müller am Muskelplasma als widerlegt betrachtet werden, denn ungeronnenes Muskelplasma giebt keinen Strom gegen geronnenes und der Act der Gerinnung selbst ist auch von keiner Stromentwicklung begleitet. Wie wäre dies auch möglich? Muskelplasma ist eben der zwar chemisch unveränderte Inhalt der Muskelfaser, aber in ihm liegen die Elementarbestandtheile derselben ungeordnet durcheinander. Die einzelnen Theile des in der Muskelfaser enthaltenen Baues sind zwar darin alle vorhanden, aber es fehlt das organische Band, welches sie zu einem wohleingerichteten Mechanismus zusammenhält. Wenn wir ein electrisches Element mit seinem Leitungskreise einstampfen würden und ein gleichmässiges Gemisch daraus bereiteten, so bleiben die einzelnen Bestandtheile, Glas, Kupfer, Zink u. s. w. wohl chemisch dieselben, aber es wird nicht möglich sein, an diesem Gemisch einen electrischen Strom auf irgend eine Weise wahrzunehmen.

Wir haben es also im Muskel mit einer molekularen Anordnung zu thun, welche ihm die Eigenschaft verleiht, electromotorisch zu wirken und mechanische Arbeit zu leisten. Die Bewegung, welche die Moleküle bei der Erregung ausführen, sind nothwendig mit sogenannten chemischen Molekular-Veränderungen verbunden, in ähnlicher Weise wie die electrische Bewegung mit dem chemischen Process in einer Batterie. Für eine solche molekulare Anordnung spricht nun vor Allem der Vorgang der Contraktion, die Fähigkeit der Muskelfaser sich bei der Erregung zu verkürzen und gleichzeitig zu verdicken. Hermann hat die Ansicht ausgesprochen, dass die Contraktion aus einer schnell vorübergehenden Gerinnung des Inhaltes der Muskelfaser bestehe und dass die Verkürzung durch Zusammenziehung des Gerinnsels erfolge.

Eine solche Gerinnung, die in vielen Flüssigkeiten künstlich erzeugt werden kann, vermag allerdings eine Formveränderung durch Aenderung des Volumens zu erzeugen, aber da dieser Vorgang nach allen Richtungen in der Faser ein gleichmässiger sein müsste, so ist nicht einzusehen, wesshalb in der Längsrichtung der Faser eine Verkürzung, in der Querrichtung eine Verdickung des Gerinsels eintritt. Diese Erscheinung kann durch nichts anderes erklärt werden, als durch die Annahme, dass die molekulare Anordnung in der Längsrichtung eine andere ist als in der Querrichtung der Faser, dass der Längsschnitt und der Querschnitt der Faser eine durch die Lagerung der Moleküle von einander verschiedenartige Grenzfläche besitzt, deren Beschaffenheit wir durch den electromotorischen Gegensatz erkennen.

Man könnte die Frage einwerfen, warum bei der Todtenstarre die doch offenbar von einer Gerinnung begleitet ist, eine Verkürzung des Muskels eintritt. Wenn wir Muskelplasma in einem beliebigen Gefässe würden gerinnen lassen, so wird die Erscheinung dieselbe wie die der Blutgerinnung sein, bei welcher das contrahirte Gerinnsel die Form des Gefäses in verjüngtem Maassstabe besitzt. Es sollte also bei einer Gerinnung in der Faser dasselbe eintreten. Nun ist die Verkürzung des Muskels, welche durch die Todtenstarre erfolgt, wenn man dieselbe im Pflüger'schen Myopraghion der Messung unterwirft, und den Muskel sorgfältig vor Austrocknung schützt sehr klein und ausserordentlich viel kleiner als die stärkste Verkürzung, deren der Muskel im Leben fähig war. Wenn wir aber eine solche Verkürzung bei der Todenstarre erscheinen sehen, so ist dies eben keine Gerinnungserscheinung, sondern eine Contraktilitäts-Erscheinung, die kurz vor dem Absterben eintritt. Sie ist ebenfalls ein Beweiss dafür, dass die molekulare Anordnung in der Längsrichtung der Faser eine andere sein muss als in der Querrichtung.

Der Erregungsvorgang in den Nervencentren, denen durch sensible Bahnen Erregungen zugeleitet werden und von denen durch motorische Bahnen Erregungen ausgehen, war der weitere Gegenstand unserer Betrachtung. Für die empfindenden Centren haben wir die Annahme gemacht, dass sie der Fortleitung der Erregung einen Widerstand entgegensetzen, so dass die in einem centralen Element anlangende Erregung sich auf die benachbarten centralen Elemente so weit ausbreitet, bis die Erregung die Grenze des Schwellenwerthes erreicht hat. Hieraus haben wir die Irradiation erklärt, und indem wir den Widerstand in den centralen Elementen der

Intensität der Erregung selbst proportional setzten, gelangten wir zu einer theoretischen Ableitung des psychophysischen Gesetzes. Der Raum über den sich die Erregung unter diesen Voraussetzungen ausbreitet, ist dem Logarithmus der zugeführten Erregung proportional, und wenn wir die Stärke einer Erregung nach der Anzahl centraler Elemente beurtheilen, über welche sie sich ausbreitet, so ergiebt sich daraus, dass auch die Empfindungen den Logarithmen der Erregungen proportional sein müssen.

Wir haben ferner aus der aufgestellten Theorie eine Erklärung für die Empfindungskreise der Haut hergeleitet. Zwei benachbarte Punkte der Haut, welche gereizt werden, erscheinen als ein einziger Punkt, sobald die beiden Ausbreitungen der Erregung im Centrum bis zu einer gewissen Grenze übereinander fallen, die wir mathematisch bestimmen konnten. Ist dieser Fall eingetreten, so addiren sich die Erregungen in der Weise, dass in der Mitte zwischen den gereizten Punkten ein Maximum der Erregung entsteht, in welches wir den Punkt der Reizung verlegen. Daraus erklärte sich ferner, dass die Verschmelzung beider Reize in einen constant bleiben muss, wenn man die drückenden Zirkelspitzen innerhalb einer gleich beschaffenen Hautstelle bei constantem Abstande verschiebt. Ausserdem ergab sich, dass die Stärke des Druckes keinen Einfluss auf die Grösse des Empfindungskreises haben könnte. Endlich haben wir durch den Versuch der Theorie eine Bestätigung gegeben. Bei einer einfachen Reizung besitzt die Erregung in dem centralen Punkte, in welchem sie anlangt, ein Maximum und wir lokalisiren den Ort der Reizung in diesem Maximum. Sind aber zwei gereizte Punkte so nahe, dass ihre Erregungen im Centrum zum Theil übereinander fallen, aber doch gesondert wahrgenommen werden, so entstehen durch Addition der Erregungen zwei Maxima, welche einander näher liegen als die gereizten Punkte. Durch Rechnung können wir die Lage dieser Maxima bestimmen, und in der That stimmt diese Berechnung mit den Ergebnissen des Experimentes überein.

Wir haben alsdann die motorischen Centren des Herzens dem Versuche unterworfen. Unter dem Einflusse des constanten Stromes erlangen die Atrioventrikular-Ganglien die Eigenschaft rhythmische Pulsationen zu erzeugen, in denen die Contraktionswelle in der Richtung des Stromes abläuft. Die rhythmischen Erregungen in motorischen Centren lassen sich nun unter der Voraussetzung erklären, dass man einen Widerstand, eine hemmende Kraft, in ihnen an-

nimmt, welche es bewirkt, dass die erregende Kraft periodisch frei wird. Dies geschieht, sobald letztere bis zu der Grösse angewachsen ist, welche ausreicht, um den Widerstand zu durchbrechen. In den Atrioventrikular-Ganglien wächst die erregende Kraft nicht bis zu dieser Grösse, sie sind daher nicht automatisch thätig; sobald aber ein Strom hindurch geht, vermindert er an dem negativen Pol der einmündenden Faser die hemmende Kraft im Centrum, und nun sind die Erregungen im Stande frei zu werden und zwar in einem der Richtung des Stromes folgenden Rhythmus. Hieraus geht denn hervor, dass der elektrotonische Zustand bis in die Centra des Herzens einzudringen vermag, indem er daselbst auf die hemmende Kraft einwirkt.

Gemeinsam ist nun den rhythmisch-motorischen Centren und den sensibeln Centren die Eigenthümlichkeit eines Widerstandes, der sich der Erregung entgegensetzt. Der Unterschied besteht nur darin, dass in diesen motorischen Centren die Erregung periodisch abläuft, während in den sensibeln Centren die Beschaffenheit des Widerstandes einen continuirlichen Verlauf der Erregung bedingt. Betrachten wir nun schliesslich noch die motorischen Centren, von denen die willkührliche Bewegung ausgeht. Durch Versuche von E. H. Weber ist es in ähnlicher Weise wie für die Empfindung festgestellt worden, dass wir die Unterschiede von Gewichten, welche von den Muskeln gehoben werden, nach einem bestimmten Gesetze unterscheiden. Wenn wir im Stande sind, durch unser Muskelgefühl 30 grm. von 31 grm. zu unterscheiden, so bilden 60 und 62, 120 und 124 grm. wiederum die Grenzen, welche wir durch unser Urtheil unterscheiden können. Daraus ergiebt sich, dass die Empfindung der Schwere ebenfalls den Logarithmen der Gewichte proportional ist. Worauf beruht nun unser Urtheil über die Schwere eines Gewichtes? Man könnte sagen, dass die Belastung des contrahirten Muskels eine Empfindung im Muskel verursache, an deren Stärke wir die Belastung bemessen. Aber es ist nicht nachgewiesen, dass der Muskel überhaupt sensible Nerven enthält, welche diese Empfindung vermitteln könnten. Wir wissen wenigstens, dass das Einschneiden der Muskeln am lebenden Thiere keine Schmerzempfindung erzeugt. Es bleibt daher Nichts übrig, als anzunehmen, dass wir ein Bewusstsein von der Stärke der Erregung haben, welche wir den motorischen Nerven ertheilen, um eine Contraktion von bestimmter Stärke hervorzurufen, und dass diejenige Empfindung, welche dieses Bewusstsein begleitet, auch dem psychophysischen Gesetze unterworfen ist. —

Ob es sich nun wird nachweisen lassen, dass die Erregung in den Centren des Nervensystems auch in einer der Reizwelle entsprechenden Form verläuft, lässt sich bis jetzt vor der Hand noch nicht übersehen. Wir vermögen zwar die zeitliche Dauer centraler Vorgänge zu messen, aber wir besitzen bisher kein physikalisches Zeichen für das Wesen der in den Centren stattfindenden Processe. Nur eine Möglichkeit scheint mir gegeben, der gestellten Aufgabe etwas näher zu rücken. Wir können nämlich durch Reizung sensibler Nerven motorische Nerven in Erregung versetzen, indem letztere durch die Centren auf reflectorischem Wege übertragen wird. Auf diesem Wege scheint nun in der That eine bedeutende Aenderung des Erregungsvorganges stattzufinden, denn es ist sehr wahrscheinlich, dass eine jede Reizung sensibler Nerven, mag sie durch eine beliebig grosse Zahl von Reizen in der Sekunde erzeugt sein, in den Muskeln reflectorisch nur eine solche Zahl von Erregungen auslöst, die dem willkührlichen Muskelgeräusch entsprechen. Nun wäre es vielleicht ausführbar, die reflectorisch erzeugte negative Schwankung zu beobachten, indem wir mit Hülfe des Rheotoms den sensiblen Nevven reizen und vom motorischen den Strom ableiten. Wir würden hierdurch nicht allein die Zahl der Reizwellen, sondern auch vielleicht eine Formveränderung erkennen, die sie im Centrum erleiden. Ich muss mich zunächst damit begnügen, diese Frage anzuregen, und die Ausführung der gestellten Aufgabe späteren Versuchen zu überlassen.

Berichtigung.

Nachstehende beide Figuren sind im Text nicht ganz richtig abgedruckt. Dieselben folgen daher hier nochmals in berichtigter Darstellung.



Fig 10.



Fig. 12.

Taf. I

Heidelberg, C. Winter's Universitätsbuchhandlung.

Lith. geogr. Anst. v. Ed. Wagner Darmstadt.

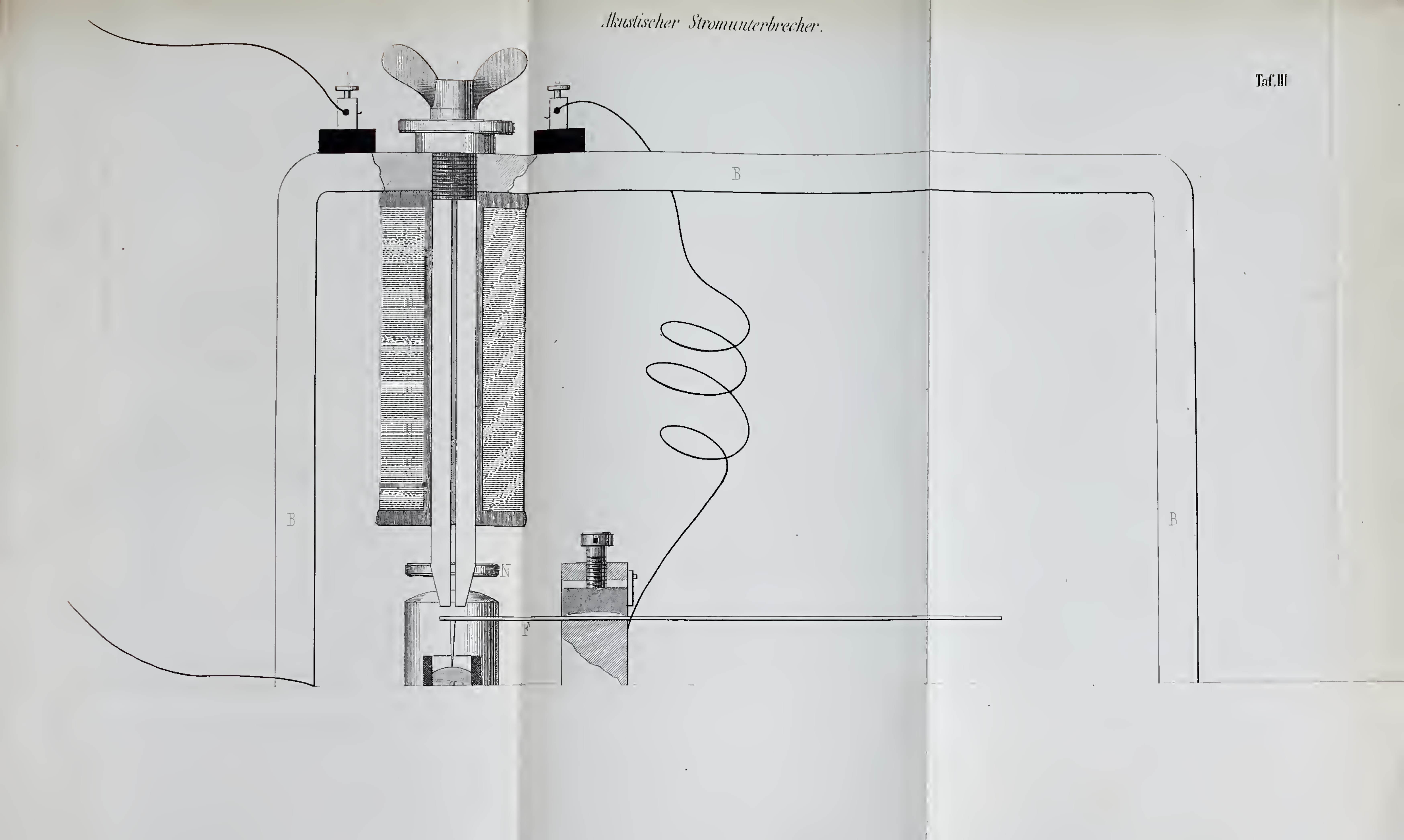


Taf. II.

Heidelberg, C. Winter's Universitätsbuchhandlung.

Lith. geogr. Anst. v. Ed. Wagner Darmstadt.




Akustischer Stromunterbrecher.
Taf. III
B
B
B
N
F



Akustischer Stromunterbrecher.

Heidelberg, C. Winter's Universitätsbuchhandlung

Lith. geogr. Anst. v. Ed. Wagner Darmst.

